
Dynamik alters- und stadienstrukturierter Populationen

Dynamics of Age- and Stage-Structured Populations

Zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

genehmigte Dissertation von Dipl.-Phys. Christian Pierre Guill aus Trier

Februar 2011 — Darmstadt — D 17



TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
DARMSTADT

Fachbereich Physik
AG Drossel
– Theorie komplexer Systeme

Dynamik alters- und stadienstrukturierter Populationen
Dynamics of Age- and Stage-Structured Populations

Genehmigte Dissertation von Dipl.-Phys. Christian Pierre Guill aus Trier

1. Gutachten: Prof. Dr. Barbara Drossel
2. Gutachten: Prof. Dr. Gernot Alber
3. Gutachten: Prof. Dr. Ulrich Brose

Tag der Einreichung: 19.10.2010

Tag der Prüfung: 15.12.2010

Darmstadt — D 17



Für Anke





Kurzzusammenfassung

Die Dynamik biologischer Populationen kann mit gewöhnlichen Differentialgleichungen beschrieben werden, deren Variablen die numerische Größe oder die Biomasse der Populationen sind. Mit diesem Ansatz lassen sich Nahrungsaufnahme, Reproduktion und Mortalität als biologische Raten berücksichtigen. Dabei werden jedoch Unterschiede zwischen den Individuen einer Population vernachlässigt. In aller Regel durchlaufen Individuen nach der Geburt zunächst körperliches Wachstum und Reifung, bevor sie in der Lage sind, sich fortzupflanzen. In dieser Arbeit werden verschiedene Ansätze diskutiert, mit denen die Unterschiede zwischen den Individuen einer Spezies berücksichtigt werden können, und die Implikationen, die sich daraus für die Dynamik der Populationen sowie für die Stabilität von Artengemeinschaften ergeben, werden untersucht.

Der erste Ansatz geht von einer Unterteilung der Populationen in ein juveniles und ein adultes Stadium aus. Juvenile Individuen setzen aufgenommene Nahrung nur in körperliches Wachstum um, während adulte Individuen die Nahrung in Reproduktion investieren. Es wird gezeigt, dass Populationen mit einer derartigen Stadienstruktur alternative stabile Zustände annehmen können. Diese Populationszustände unterscheiden sich hinsichtlich des Biomassenverhältnisses der Stadien sowie hinsichtlich des Prozesses, der die Populationsgröße insgesamt limitiert. Die Untersuchung der Bedingungen, unter denen die alternativen stabilen Zustände auftreten, sowie der Bifurkationen, in denen diese Zustände entstehen, bilden den ersten Schwerpunkt der Arbeit.

Die Individuen der verschiedenen Entwicklungsstadien einer Spezies haben unterschiedliche Körpergrößen. Da Räuber-Beute-Beziehungen unter anderem durch das Verhältnis der Körpergrößen der interagierenden Individuen bestimmt werden, kann dies dazu führen, dass die Stadien einer Population unterschiedliche Räuber- und Beutespezies haben. Zusammen mit den zuvor untersuchten dynamischen Eigenschaften stadienstrukturierter Populationen beeinflusst dies die Stabilität ökologischer Artengemeinschaften. Die Entwicklung eines körpermassenbasierten Nahrungsnetzmodells und die Analyse der Auswirkungen stadienstrukturierter Populationen auf die Struktur und die Stabilität der Modellnetzwerke stellt den zweiten Schwerpunkt der Arbeit dar. Netzwerke mit strukturierten Populationen sind stabiler als solche mit homogenen Populationen, zudem wird ein positiver Zusammenhang zwischen der Größe (Diversität) und der Stabilität der Nahrungsnetze gefunden.

Die Dynamik von Populationen, deren Reproduktion durch jahreszeitlichen Einfluss periodisch getrieben ist, wird statt durch rein kontinuierliche Differentialgleichungen besser durch solche beschrieben, in denen die Erzeugung neuer Individuen nur zu diskreten Zeitpunkten erfolgt. Dies führt zur Ausbildung diskreter Alterskohorten, die sich hinsichtlich ihrer Körpergröße und ihres Jagdverhaltens unterscheiden können. Im letzten Teil der Arbeit wird dieser Ansatz gewählt, um die Populationsdynamik einer konkreten Modellspezies, der pazifischen Sockeye-Lachse, zu analysieren. Deren Populationen weisen zum Teil auffällige Oszillationen auf. Es wird gezeigt, dass sich der gewählte Modellierungsansatz auf eine diskrete Abbildung zurückführen lässt und dass sich die Populationsoszillationen damit als Attraktor der Dynamik erklären lassen, der durch eine starke Resonanz infolge einer Neimark-Sacker-Bifurkation entsteht.

Abstract

The dynamics of biological populations can be described by ordinary differential equations, the variables in which being either the numerical size or the biomass of the populations. These equations account for food consumption, reproduction, and mortality as biological rates. However, they neglect differences between the individuals of a population. The individuals of virtually every species undergo somatic growth and development after birth, before they are able to reproduce. In this dissertation, several approaches are discussed that take these differences between the individuals of a population in account and the resulting implications for the dynamics of the populations as well as for the stability of ecological communities are analysed.

The first approach divides populations into a juvenile and an adult stage. Juvenile individuals invest consumed food only in somatic growth, while adult individuals do not grow but reproduce. It is shown that populations with this kind of stage structure can possess alternative stable population states. These states differ with respect to the biomass ratio of the two stages and with respect to the biological process that limits the overall population size. Analysing the conditions that lead to the emergence of alternative states and of the bifurcations in which the different population states are created is the first focus of this work.

The individuals of different ontogenetic stages have different mean body sizes. Since predator-prey interactions are at least partly determined by the body-mass ratio of the interacting individuals, this means that the stages of a population can have different sets of predator and prey species. Combined with the dynamical properties of stage-structured populations analysed before this influences the stability of ecological communities. The development of a food-web model based on body-size information and the analysis of the effects of stage-structured populations on the structure and stability of the model networks is the second focus of this work. It is found that the stage structure enhances the stability of the networks and that the network stability is an increasing function of diversity.

The dynamics of populations with seasonally driven reproduction is not adequately described by purely time continuous differential equations. In such a situation, equations in which reproduction takes place only at discrete moments in time should be used. This leads to the creation of discrete cohorts that may differ by their mean body sizes and their foraging behaviour. In the last part of the dissertation, the population dynamics of the pacific sockeye salmon are analysed. Several populations of this salmon species display remarkable population oscillations. It is shown that the modelling approach chosen can be reduced to a time-discrete map and that the oscillations can be explained as an attractor of the dynamics that emerges due to a strong resonance associated with a Neimark-Sacker bifurcation.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Nahrungsnetze als Ökosystemmodelle	1
1.2	Modelle strukturierter Populationen	5
2	Grundlagen der Populationsdynamik	11
2.1	Generelle Form klassischer Populationsdynamik	11
2.2	Körpermassenabhängige Biomassendynamik	14
2.3	Biomassendynamik in einem stadienstrukturierten Modell	18
3	Alternative stabile Zustände in stadienstrukturierten Populationen	23
3.1	Alternative stabile Zustände in ökologischen Systemen	23
3.2	Stadienstrukturiertes Räuber-Beute-Modell	25
3.3	Stationäre Zustände der Populationsdynamik	28
3.3.1	Variation der Mortalitätsraten bei gleicher Ressourcenverfügbarkeit der Stadien	28
3.3.2	Variation der Mortalitätsraten bei unterschiedlicher Ressourcenverfügbarkeit der Stadien	31
3.3.3	Variation der Ressourcenverfügbarkeit und des relativen adulten Fraßdrucks	32
3.3.4	Mehrere juvenile Stadien	35
3.3.5	Varianten des Zwei-Stadien-Modells	39
3.4	Diskussion	42
4	Einfluss ontogenetischer Stadienstruktur und größenabhängiger Jagdkoeffizienten auf die Stabilität von Nahrungsnetzen	47
4.1	Stabilität realistischer Nahrungsnetzmodelle	47
4.2	Modell	49
4.2.1	Nahrungsnetztopologie	49
4.2.2	Populationsdynamik	52
4.2.3	Parametrisierung und allometrische Skalierung	54
4.3	Simulationen	54
4.4	Ergebnisse	55
4.4.1	Initiale Struktur der Nahrungsnetze	55
4.4.2	Stabilität und finale Struktur der Nahrungsnetze	59
4.5	Diskussion	61
5	Dynamik altersstrukturierter Populationen am Beispiel pazifischer Sockeye-Lachse	69
5.1	Zyklische Dominanz in Sockeye-Populationen	69

5.2	Das Nahrungsnetz der Brutseen	70
5.3	Direkte numerische Simulation des Brutsee-Nahrungsnetzes	73
5.3.1	Kontinuierliche Dynamik während der Wachstumssaison	74
5.3.2	Diskrete Aktualisierung der Populationen	77
5.3.3	Dynamik und Populationsstrukturen im Brutsee-Nahrungsnetz . .	78
5.3.4	Diskussion des direkten numerischen Ansatzes	80
5.4	Drei-Spezies-Modell zur Erklärung der zyklischen Dominanz der pazifi- schen Sockeye-Lachse	81
5.4.1	Modellgleichungen und Simulationsergebnisse	82
5.4.2	Linearisierung des Drei-Spezies-Modells	85
5.4.3	Diskussion des Drei-Spezies-Modells	89
5.4.4	Anhang: Koexistenz periodischer Attraktoren im Drei-Spezies- Modell	92
6	Zusammenfassung und Ausblick	101
	Literaturverzeichnis	105
	Danksagung	119
	Lebenslauf	120
	Publikationsliste	121

1 Einleitung

Die Ökologie liefert eine Vielzahl interessanter Fragestellungen, die Anknüpfungspunkte zur theoretischen Physik komplexer Systeme bieten. Die Evolution und die Koexistenz von Arten werden oft mit den Methoden der statistischen Physik untersucht [1]. So lassen sich beispielsweise Gemeinschaften voneinander abhängiger Arten als selbstorganisiert kritische Systeme betrachten [2, 3]. Die zeitlichen Veränderungen von Populationsgrößen lassen sich dagegen auf natürliche Weise mit dynamischen Systemen beschreiben, in denen allgegenwärtige nichtlineare Effekte zu einem großen Formenreichtum beobachtbarer Phänomene führen [4]. Dazu gehören das Auftreten von Bistabilitäten [5] oder Phasensynchronisation in räumlich ausgedehnten Systemen [6] ebenso wie chaotische Populationsfluktuationen, die ebenfalls grundlegende Fragen über die Koexistenz konkurrierender Arten zu beantworten helfen [7].

Natürliche Artengemeinschaften bestehen aus einer Vielzahl von Spezies, die auf vielfältige Weise miteinander und mit ihrer Umwelt interagieren. Diese Komplexität ökologischer Systeme fasziniert Naturwissenschaftler schon seit Jahrhunderten [8] und mit der Faszination geht die Frage einher, wie die offenkundige Stabilität derartig komplexer Systeme zu erklären ist. Diese Frage hat jedoch auch eine zunehmende Brisanz, die über die reine akademische Neugier hinausgeht, da der Mensch durch direkte Eingriffe wie Jagd, Fischfang oder Verbreitung von Arten in fremden Ökosystemen, aber auch indirekt durch sein Landnutzungsverhalten oder anthropogene Klimaveränderung Einfluss auf die Zusammensetzung von Artengemeinschaften nimmt. Dies führt häufig zu einer Reduzierung der Komplexität der Systeme und damit einhergehend ihrer Funktionalität, die mitunter dramatische Ausmaße annehmen kann [9].

Der erste Abschnitt dieser Einleitung gibt einen Überblick über die vorhandenen Erkenntnisse zum Zusammenspiel von Komplexität und Stabilität ökologischer Systeme. Im zweiten Abschnitt wird auf die Bedeutung der Betrachtung heterogener Populationsstrukturen für unser Verständnis der dynamischen Prozesse in Ökosystemen eingegangen und die Beiträge der vorliegenden Arbeit zu diesem Forschungsfeld werden vorgestellt.

1.1 Nahrungsnetze als Ökosystemmodelle

Erste empirische und theoretische Ansätze

Aus der Prävalenz komplexer Ökosysteme kann geschlossen werden, dass sie in einem gewissen Sinne stabiler sind als artenarme Systeme. Diese Stabilität wurde zunächst heuristisch damit erklärt, dass mehr Arten und mehr Interaktionswege zwischen ihnen eine größere Zahl alternativer Pfade für die Biomassenflüsse in den Netzwerken erzeugen, wodurch diese Schwankungen von Populationsdichten besser kompensieren können [10, 11]. So sind z. B. die Ökosysteme kleiner Inseln oder künstlich artenarme Systeme wie agrarische Monokulturen im Vergleich zu tropischen Regenwäldern oder

anderen komplexen Ökosystemen anfälliger gegen Störungen wie die Invasion neuer Arten oder Schädlingsausbrüche [12].

Diese Auffassung wurde durch die numerische Untersuchung von zufällig verknüpften Netzwerken mit ebenso zufälligen Interaktionsstärken jedoch bald in Frage gestellt. In diesen Netzwerken repräsentieren die Knoten Spezies und die Kanten (oder Links) des Netzwerkes stellen Interaktionen zwischen den Spezies dar. In derartigen Modellen sinkt die Wahrscheinlichkeit, ein nicht fluktuierendes (d. h. linear stabiles) System zu erhalten, mit der Zahl der Spezies ebenso wie mit der Anzahl der Interaktionen [13]. May konnte dies in analytischer Rechnung zeigen und die Aussage wie folgt präzisieren: Ein zufällig verknüpftes Netzwerk besitzt im Limes großer Spezieszahlen S genau dann fast sicher einen linear stabilen Fixpunkt, bei dem alle Populationsgrößen positiv sind, wenn die Ungleichung

$$a(SC)^{\frac{1}{2}} < 1 \quad (1.1)$$

erfüllt ist [14, 15]. Hier ist a die mittlere Interaktionsstärke¹ und C ist der Verknüpfungsgrad (*connectance*), der das Verhältnis zwischen der Zahl der realisierten Verbindungen, L , und der möglichen Verbindungen, $L_{max} = S^2$, angibt.

Aus diesem Widerspruch zwischen empirischer Beobachtung und mathematischer Beschreibung entwickelte sich mit der Komplexitäts- (bzw. Diversitäts-) Stabilitätsdebatte [16, 17] eines der fruchtbarsten und einflussreichsten Forschungsthemen der Ökologie, in dessen Zentrum die Fragen stehen, welche Mechanismen Ökosystemen ihre Stabilität verleihen und wodurch sich Ökosysteme gegenüber den Zufallsnetzwerken der mathematischen Modelle auszeichnen.

Stabilität von Nahrungsnetzen

Ein geeignetes Modellsystem, mit dem sich diese Fragen untersuchen lassen, sind Nahrungsnetze, d. h. die Netzwerke der Räuber-Beute-Beziehungen von Artengemeinschaften. Sie stellen ein vereinfachtes Modell von Ökosystemen dar, da sie in der Regel verschiedene Interaktionsarten zwischen Spezies wie Mutualismus (z.B. Pflanze-Bestäuber-Beziehungen) oder Konkurrenz vernachlässigen². Mit den trophischen Interaktionen beinhalten sie jedoch die fundamentalen Beziehungen zwischen den Arten, da jedes Lebewesen Nahrung konsumieren muss, um am Leben zu bleiben. Im Gegensatz zu allgemeinen ökologischen Netzwerken sind Nahrungsnetze daher immer gerichtete Graphen, wobei die Links nach der üblichen Konvention von der Beute zum Räuber gerichtet sind und somit die Flussrichtung von Energie bzw. Biomasse im Nahrungsnetz angeben.

Nach der Eingrenzung des Untersuchungsgegenstandes muss noch der Begriff der Stabilität konkretisiert werden. Die oben zitierten Arbeiten beziehen sich dabei meist

¹ Genau genommen ist a die Wurzel der mittleren quadratischen Interaktionsstärke, da die Interaktionsstärken aus einer symmetrischen Wahrscheinlichkeitsverteilung mit Mittelwert 0 gezogen werden.

² Die in [13, 14, 15] verwendeten Modelle sind in dieser Hinsicht allgemeiner, da sie die Möglichkeit von Interaktionen beinhalten, die für beide Partner positiv (Symbiose bzw. Mutualismus) oder negativ (Konkurrenz) sind.

auf das mathematische Konzept der linearen Stabilität von Fixpunkten der Populationsdynamik. Da aus ökologischer Sicht jedoch auch andere Kenngrößen von Bedeutung sein können, wie z. B. die Größe von Attraktor-Einzugsbereichen, die Geschwindigkeit, mit der Störungen abklingen, oder die Amplitude von stabilen Populationsoszillationen, wurde nach und nach eine große Zahl unterschiedlicher Stabilitätskonzepte eingeführt. Grimm und Wissel fassten 1997 schließlich 163 Definitionen von immerhin 70 unterschiedlichen Konzepten unter sechs Oberbegriffen zusammen, die sich alle auf die Stabilität der Populationsdynamik beziehen [18]. Im Kontext von Nahrungsnetzen sind jedoch auch gänzlich andere Stabilitätskonzepte hilfreich, die Aufschluss darüber geben, wie das System als Ganzes auf Störungen reagiert. So bezeichnet die Robustheit (*robustness*) eines Nahrungsnetzes in der Regel den Anteil der Spezies, die unter der Evolution der Populationsdynamik überleben, wenn man mit zufällig gewählten Populationsgrößen startet [19, 20]. Andere Arbeiten untersuchen wiederum, wie sich das Entfernen von Spezies auf die Überlebensfähigkeit der verbliebenen auswirkt (*species deletion stability*) [21, 22].

Eigenschaften realistischer Nahrungsnetze

Neuere Forschungsarbeiten heben eine ganze Reihe an Eigenschaften hervor, durch die sich Nahrungsnetze von Zufallsnetzen unterscheiden und die ihnen Stabilität verleihen. Hier ist zunächst die nicht zufällige Topologie der Netzwerke zu nennen [23, 24]. Mehrere stochastische Modelle wurden entwickelt, mit denen Netzwerke erzeugt werden können, die bestimmte topologische Eigenschaften von Nahrungsnetzen wie z. B. die Länge von Nahrungsketten oder die Verteilung von Räuber- und Beutezahlen deutlich besser reproduzieren als vollkommen zufällige Netzwerke. Diese Modelle beruhen, wie beispielsweise das *cascade model* [25, 26] und das *niche model* [27] sowie deren Generalisierungen [28, 29], auf der Existenz trophischer Hierarchien (der Jäger einer bestimmten Beutespezies ist selten selbst Beute dieser Spezies), oder auf phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Korrelationen. Der phylogenetische Ansatz berücksichtigt die Erkenntnis, dass Spezies umso mehr Räuber- bzw. Beutespezies teilen, je enger verwandt sie sind. Zu diesen Modellen sind insbesondere das *nested hierarchy model* [30] sowie das *speciation model* und das *matching model* [31, 32] zu zählen.

Neben der Topologie der Netzwerke ist auch die Verteilung der Interaktionsstärken in Nahrungsnetzen nicht zufällig. So zeigte Yodzis 1981, dass Nahrungsnetze mit realistischen Interaktionsstärken mit höherer Wahrscheinlichkeit linear stabil sind als solche, in denen die Interaktionsstärken zufällig verteilt sind [33]. Darüber hinaus kann die Existenz schwacher Interaktionen die Populationsdynamik stabilisieren [34]. Dies gilt allerdings nur, wenn sie in speziellen Konfigurationen in den Nahrungsnetzen auftreten [35], und nicht, wenn sie wiederum zufällig in den Netzwerken verteilt sind [36]. Eine Übersicht über die Forschungsarbeiten zu Interaktionsstärken in Nahrungsnetzen findet sich in [37].

Sowohl die Topologie von Nahrungsnetzen als auch die Stärke der Interaktionen zwischen Spezies wird entscheidend durch die mittleren Körpermassen der Spezies bestimmt. Umfassende empirische Studien haben gezeigt, dass Prädatoren im Mittel ein bis zwei Größenordnungen größer sind als ihre Beute [38, 39], wodurch die relativ

strikten trophischen Hierarchien in Nahrungsnetzen erklärt werden [40]. Die Bedeutung, die die Körpermasse für die Struktur von Nahrungsnetzen hat, wurde zuletzt auch in mehreren Modellen berücksichtigt [41, 42, 43]. Auf die Interaktionsstärken in Nahrungsnetzen wirken die Körpermassen über den Metabolismus der Spezies und über ihr Jagdverhalten. Der massenspezifische Metabolismus (Energieumsatz) eines Individuums hängt mit seiner Körpermasse über ein Potenzgesetz zusammen, dessen Exponent häufig mit $-1/4$ angegeben wird (siehe dazu aber auch Kapitel 2) [44, 45]. Da die maximale Nahrungsaufnahmerate von Prädatoren proportional zu ihrer metabolischen Rate ist, sinkt damit die massenspezifische Interaktionsstärke zwischen Räuber- und Beutespezies wie die Körpermasse des Prädators hoch $-1/4$ [46]. Dies beeinflusst die Populationsdynamik von Räuber-Beute-Paaren [47] und hat weitreichende Auswirkungen auf die Stabilität von Nahrungsnetzen [48, 49]. Dieser generelle Trend der Interaktionsstärken wird von der Körpermassenabhängigkeit des Jagderfolgs überlagert, die dazu führt, dass Prädatoren in der Regel Beutetiere in einem bevorzugten Größenbereich wählen [50, 51, 52, 53]. Zu kleine Beutetiere können ihren Jägern durch geringere Sichtbarkeit oder durch verbesserte Beweglichkeit aufgrund kürzerer neuronaler Verzögerung entkommen, während zu große Beutetiere zu schnell sind oder schlicht nicht mehr überwältigt werden können [54].

Große Aufmerksamkeit, auch von empirischer und experimenteller Seite, hat die genaue funktionelle Form der Interaktionsraten erhalten. Das Maximum der Nahrungsaufnahmerate ist, wie oben dargestellt, durch den Metabolismus des Räubers gegeben; welcher Anteil von diesem Maximum realisiert werden kann, hängt jedoch unter anderem von der Dichte der Beutepopulation ab. Die Funktion, die angibt, wie der Konsum eines Prädators vom Vorkommen seiner Beuten abhängt, wird auch funktionelle Antwort (*functional response*) genannt. Die frühesten theoretischen Arbeiten zur Populationsdynamik benutzten Lotka-Volterra Gleichungen [55, 56] mit linearen funktionellen Antworten, wohl wissend, dass diese nur als Approximation zu verstehen sind [15]. Realistischere Ansätze berücksichtigen, dass bei hoher Beutedichte eine Sättigung der Konsumrate eintritt (Holling-Typ 2-funktionelle Antwort [57]) und dass die Räuber-Beute-Begegnungsrate schneller als linear mit der Beutedichte ansteigen kann (Holling-Typ 3-funktionelle Antwort [58, 59]). Darüber hinaus berücksichtigen weitere Ansätze, dass auch die Dichte der Prädatoren (Beddington-De Angelis-funktionelle Antwort [60, 61, 62]) bzw. das Verhältnis von Beute- zu Räuberichte (*ratio dependent functional response* [63]) die Konsumrate der Prädatoren verändert. Gänzlich ungebräuchlich geworden sind die Lotka-Volterra Gleichungen in der ökologischen Literatur jedoch nicht, wie einige neuere Arbeiten zeigen [46]. In Kapitel 2 wird ausführlicher auf die realistischeren Typen der funktionellen Antwort eingegangen.

Schließlich ist auch die Verhaltensflexibilität von Individuen bzw. die evolutionäre Anpassung von Eigenschaften, die für trophische Interaktionen relevant sind, ein häufig untersuchter Mechanismus, der die Stabilität von Nahrungsnetzen positiv beeinflussen kann. An erster Stelle ist hier adaptives Jagdverhalten zu nennen, d. h. die Fähigkeit von Prädatoren, ihr Jagdverhalten an sich ändernde Beutevorkommen anzupassen. Während dies die Stabilität von Nahrungsnetzen insgesamt (im Sinne eines größeren Anteils überlebender Spezies) bei steigender Netzwerk-Komplexität (d. h. steigendem

Verknüpfungsgrad) erhöht [22, 64, 65], gilt dies nicht unbedingt bei steigender Diversität (Spezieszahl) [22]. Zudem ist es möglich, dass die Anpassung des Jagdverhaltens die Fixpunkte der Populationsdynamik destabilisiert [66, 67]. Daneben wird auch adaptives Ausweichverhalten von Beute, sogenanntes Anti-Prädatoren-Verhalten, diskutiert [68], allerdings scheint sich ein Verhalten, bei dem Beuteindividuen auf Nahrungssuche verzichten und dafür ihr Prädatationsrisiko verringern, nur unter speziellen Umständen zu lohnen [22].

1.2 Modelle strukturierter Populationen

Den bisher vorgestellten Studien ist gemein, dass sie die Populationen von Spezies als homogen annehmen. Die Gleichungen der Populationsdynamik berücksichtigen nur die schon von Lotka [55] und Volterra [56] eingeführten grundlegenden Prozesse Prädation, Reproduktion und Mortalität und gehen davon aus, dass sich alle Individuen einer Population im Wesentlichen gleich verhalten. Andere Prozesse wie somatisches Wachstum oder Reifung vom Jungtier zum reproduktionsfähigen Alttier werden nicht berücksichtigt, wodurch unter anderem vernachlässigt wird, dass nicht alle Individuen einer Population zur Reproduktion beitragen, sondern dass einige Individuen (eben die nicht geschlechtsreifen Juvenilen) die aufgenommene Nahrung lediglich in eigenes Körperwachstum investieren. Diese Vereinfachung ist insofern gerechtfertigt, als es für die Gesamtbiomasse einer Population zunächst unerheblich ist, ob neue Biomasse in Form neuer Individuen, also durch Reproduktion, oder durch Vergrößerung der Körpermasse schon vorhandener Individuen erzeugt wird.

Die Körpermasse von Individuen ändert sich im Laufe ihres Lebens häufig über mehrere Größenordnungen [69, 70], was, wie oben bereits kurz dargestellt, einen beträchtlichen Einfluss auf das Räuber- und Beutespektrum der Individuen haben kann. Mitunter geht mit der Reifung auch ein Wechsel des Habitats einher, wie man ihn z. B. bei Amphibien oder Insekten mit aquatischem Juvenilstadium und terrestrischem Adultstadium sehen kann. Ein weiteres Beispiel sind Lachse, die einen Teil ihres Lebens in Süßwasserhabitaten verbringen, bevor sie ins Meer wandern, wo sie zum geschlechtsreifen Tier heranwachsen (siehe Kapitel 5). Durch diese Effekte kann sich die trophische Position von Individuen einer Spezies innerhalb eines Nahrungsnetzes im Laufe ihres Lebens ändern und es wird deutlich, dass man die interne Struktur von Populationen berücksichtigen muss, wenn man realistische Aussagen über ihre Dynamik erhalten möchte.

Einer der einfachsten Ansätze, die die Heterogenität von Populationen explizit berücksichtigen, sind die Matrixmodelle von Lewis [71] und Leslie [72]. In diesen Modellen werden Populationen in diskrete Altersklassen unterteilt und die Zeitentwicklung der Zustandsvektoren \mathbf{n} durch lineare Abbildungen der Form

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t \quad (1.2)$$

beschrieben. Mit derartigen Modellen können z. B. Aussagen über die Altersstruktur der Populationen erhalten werden. Modifikationen dieser Modelle teilen die Populationen in Größenklassen [73] oder Entwicklungsstadien [74, 75] ein. Diese Modelle sind

einfach zu konstruieren und sowohl analytisch als auch numerisch sehr einfach auszuwerten [76], haben jedoch den Nachteil, dass sie sowohl die Zeitentwicklung als auch die möglichen Zustände von Individuen als diskret annehmen.

Eine genauere Beschreibung von heterogenen Populationen ist mit kontinuierlichen Größen- oder Altersverteilungen $n(x, t)$ möglich (mit x entweder Körpergröße oder Alter), deren Zeitentwicklung mit partiellen Differentialgleichungen (McKendrick-von Foerster-Gleichungen) beschrieben wird [77]:

$$\frac{\partial}{\partial t}n(x, t) + \frac{\partial}{\partial x}(g(x, t)n(x, t)) = -\mu(x, t)n(x, t) \quad (1.3)$$

mit der Wachstumsrate $g(x, t)$ und der Mortalitätsrate $\mu(x, t)$. Dieser Ansatz wurde zu sogenannten physiologisch strukturierten Populationsmodellen [78, 79, 80] weiterentwickelt, die größen- oder altersabhängige Interaktionen zwischen Individuen einer Population oder verschiedener Spezies beinhalten. Diese Modelle sind zum Teil sehr detailliert formuliert, können dadurch jedoch auch sehr komplex werden [50]. Ein großer Nachteil dieser Modelle ist, dass sie aufgrund der partiellen Differentialgleichungen numerisch nur schwer handhabbar sind und sich deshalb kaum zur Beschreibung komplexer Nahrungsnetze eignen.

Stadienstrukturierte Biomassenmodelle

Einen Mittelweg zwischen den beiden dargestellten Modellierungsansätzen stellen stadienstrukturierte Biomassenmodelle dar, die die Populationen zwar in diskrete Stadien (z. B. Altersklassen oder Entwicklungsstufen) aufteilen, deren Dynamik aber kontinuierlich in der Zeit mit gewöhnlichen Differentialgleichungen beschreiben [81, 82]. Dies erlaubt es, auch große Systeme interagierender Spezies mit heterogenen Populationen effizient numerisch zu behandeln, weshalb in dieser Arbeit vor allem der stadienstrukturierte Ansatz gewählt wird. In Kapitel 2 werden die entsprechenden Modellgleichungen eingeführt. Dazu wird von klassischen Populationsdynamikgleichungen ausgegangen, deren Terme, obwohl sie nichtlineare Interaktionsraten beinhalten, den traditionellen Lotka-Volterra-Gleichungen entsprechen - sie berücksichtigen also nur Prädation, Reproduktion und Mortalität. Um die oben beschriebene Bedeutung unterschiedlicher Körpermassen für die Populationsdynamik zu berücksichtigen, werden diese Gleichungen dann um die allometrische Körpermassenabhängigkeit der metabolischen Raten erweitert³. Anschließend werden die Gleichungen für die Biomassendynamik einer einzelnen stadienstrukturierten Population eingeführt. Das entsprechende Modell wurde in [81] aus einem physiologisch strukturierten Populationsmodell abgeleitet. Die dynamischen Gleichungen werden schließlich für die Anwendung auf allgemeine Systeme interagierender Spezies mit stadienstrukturierten Populationen generalisiert.

³ Von Körpermassenallometrie spricht man, wenn eine bestimmte Größe, z. B. die Herzschlagfrequenz oder eben der Metabolismus, nicht linear mit der Körpermasse skaliert.

Dynamik kleiner Module

Kleine Module aus nur wenigen wechselwirkenden Spezies erlauben es, gezielt zu testen, welchen Auswirkungen ontogenetische (d. h. aus der Entwicklung der Individuen folgende) Nahrungswechsel auf die Populationsdynamik haben [83]. Derartige Änderungen der Nahrungsgrundlage können zu einem Wechsel der trophischen Position (ontogenetische Omnivorie)⁴ oder sogar zu Kannibalismus führen [84, 85]. Die Analyse dieser Module, in denen bei mindestens einer Population die interne Struktur berücksichtigt wird, hat gezeigt, dass durch die Populationsheterogenität dynamische Effekte auftreten können, die in Systemen mit ausschließlich homogenen Populationen nicht zu beobachten sind. Zu diesen auch in der Natur beobachteten Phänomenen gehören z. B. extremer Größendimorphismus⁵ unter adulten Individuen einer Population [86] oder emergente Allee-Effekte [87, 88]. Der Allee-Effekt bezeichnet die Situation, in der die Wachstumsrate einer Population negativ wird, wenn sie unter einen bestimmten Schwellenwert fällt, die Population also erst dann überlebensfähig ist, wenn sie diese Mindestgröße überschritten hat. Im Allgemeinen wird der Allee-Effekt durch Gruppenverhalten erklärt oder durch Schwierigkeiten bei der Partnersuche in stark ausgedünnten Populationen [89]. Emergent wird der Effekt genannt, wenn er in einem Modell nicht durch eine explizite Annahme über die Wachstumsrate erzeugt wird, sondern z. B. durch das selektive Jagdverhalten eines Prädators einer größen- oder stadienstrukturierten Beutepopulation. Von besonderer ökologischer Bedeutung ist auch der Prozess der emergenten Unterstützung (*emergent facilitation*), bei dem zwei Prädatorenspezies, die um dieselbe Beutespezies konkurrieren, ihre Koexistenz dadurch ermöglichen, dass sie die Populationsstruktur der Beute durch ihr stadienspezifisches Prädationsverhalten beeinflussen [90].

Kapitel 3 leistet zu diesen Arbeiten einen Beitrag, indem dort für eine einzelne stadienstrukturierte Population untersucht wird, unter welchen Bedingungen alternative stabile Zustände der Populationsdynamik auftreten. Während dieses dynamische Phänomen in Modellen mit homogenen Populationen nur unter bestimmten Bedingungen auftritt [91], wird es in Modellen mit strukturierten Populationen häufig beobachtet [82, 84, 85, 92, 93]. Die Existenz alternativer stabiler Zustände in strukturierten Populationen wurde auch empirisch nachgewiesen und erklärt beispielsweise, warum sich überfischte Fischbestände unter Umständen nicht erholen können, obwohl die entsprechende Art lokal nicht ausgestorben ist [94].

In dem in Kapitel 3 untersuchten Modell haben juvenile und adulte Individuen jeweils unterschiedliche Ressourcen, so dass die Individuen in einem Stadium nur untereinander, nicht aber mit denen des anderen Stadiums um Nahrung konkurrieren. Es wird gezeigt, dass über weite Bereiche verschiedener von Umweltbedingungen abhängiger Faktoren (z. B. die Verfügbarkeit der Ressourcen oder die Höhe der Mortalitätsraten) alternative stabile Populationszustände existieren und dass zwischen diesen Zuständen

⁴ Die trophische Position (auch: trophisches Level) einer Spezies bezeichnet ihren Abstand zur energetischen Basis des betrachteten Systems, gemessen über Ketten trophischer Interaktionen. Als Omnivore werden Spezies bezeichnet, die Beuten auf verschiedenen trophischen Leveln haben.

⁵ Dieser Begriff bezeichnet das Auftreten sowohl sehr großer als auch sehr kleiner Phänotypen, die aufgrund ihrer unterschiedlichen Körpergröße unterschiedliche Ressourcen bevorzugen.

Hysteresis auftreten kann. Die alternativen Populationszustände sind entweder durch Dominanz des juvenilen oder des adulten Stadiums gekennzeichnet. Das dominierende, d. h. eine große Biomasse aufweisende Stadium kontrolliert die Dynamik der Gesamtpopulation durch starke Konkurrenz innerhalb des Stadiums. In diesem Kapitel wird auch diskutiert, wie das stadienstrukturierte Biomassenmodell auf mehrere (juvenile) Stadien erweitert werden kann und welche Auswirkungen dies auf die Dynamik hat. Die Ergebnisse dieses Kapitels sind in [5] publiziert.

Nahrungsnetze mit stadienstrukturierten Populationen

Trotz der umfangreichen Kenntnisse über die Auswirkungen von Populationsheterogenität auf die Dynamik einzelner oder weniger interagierender Spezies ist es noch nahezu gänzlich unerforscht, welchen Einfluss die heterogene Struktur von Populationen auf die Stabilität von komplexeren Systemen wie Nahrungsnetzen hat. Eine Arbeit, die bisher nur als Vorabveröffentlichung verfügbar ist [95], modelliert die kontinuierliche Größenverteilung von bis zu 30 Populationen mit dem Ziel, die Größenspektren mariner Artengemeinschaften zu reproduzieren. Da im Schnitt jedoch nur 5 Arten im stationären Zustand der Populationsdynamik überleben, kann nur begrenzt von komplexen Nahrungsnetzen gesprochen werden.

In Kapitel 4 wird in diesem Sinne Pionierarbeit geleistet, indem ein Nahrungsnetzmodell entwickelt wird, das die Berücksichtigung von stadienstrukturierten Populationen erlaubt. Die Untersuchungen werden für bis zu 80 Populationen mit jeweils zwei Stadien (Juvenile und Adulte) durchgeführt. Größere Populationszahlen und eine Erweiterung auf mehrere Stadien sind zwar formal möglich, numerisch jedoch nur in begrenztem Umfang realisierbar.

Da die Körpergröße ein natürliches Unterscheidungsmerkmal zwischen unterschiedlichen ontogenetischen Stadien darstellt, werden die Links im Nahrungsnetz nach Wahrscheinlichkeitsverteilungen gesetzt, in die die mittleren Körpermassen der Räuber- und der Beutestadien eingehen. Dadurch werden die bevorzugten Beutekörpergrößenspektren unterschiedlich großer Prädatoren berücksichtigt. Die Räuber bzw. Beuten der juvenilen und adulten Individuen einer Spezies werden damit im Allgemeinen nicht identisch sein, wodurch die erwähnten Effekte ontogenetischer Nahrungswechsel, ontogenetische Omnivorie und Kannibalismus entstehen können.

Die körpermassenbasierte Netzwerktopologie bietet auch einen natürlichen Rahmen, um den Einfluss der Körpermasse auf das Jagdverhalten bzw. auf den Jagderfolg von Prädatoren zu analysieren. Auch dies wurde noch nicht im Zusammenhang mit komplexen Nahrungsnetzen untersucht. Das zentrale Ergebnis dieses Kapitels ist, dass sowohl die Stadienstruktur der Populationen als auch die Körpermassenabhängigkeit des Jagdverhaltens die Robustheit von Nahrungsnetzen positiv beeinflussen, allerdings sind die Effekte auf die Netzwerkstabilität nicht additiv. Dieser Teil der Dissertation wird zur Veröffentlichung vorbereitet.

Dynamik altersstrukturierter Populationen

Im letzten Teil dieser Arbeit wird die Dynamik von Populationen mit einer diskreten Altersstruktur untersucht. Dies wird anhand eines konkreten ökologischen Beispiels,

den pazifischen Sockeye-Lachsen, die im Einzugsgebiet des Fraser River in British Columbia (Kanada) laichen, durchgeführt. Die Beschreibung mit diskreten Altersklassen eignet sich in diesem Fall besonders gut, da sich die Lachse nur einmal in ihrem Leben fortpflanzen (Semelparitie) und das Laichen zudem einer strikten saisonalen Taktung unterliegt. Da die Lachse zum Laichen in ihre Geburtsbäche oder -seen zurückkehren, lassen sich zudem genetisch weitgehend voneinander isolierte Laichpopulationen voneinander unterscheiden. Die verwendeten Modellgleichungen weichen von denen des in Kapitel 2 eingeführten stadienstrukturierten Modells ab und werden in Kapitel 5 gesondert diskutiert.

Einige Populationen der Sockeye-Lachse im Fraser River weisen auffällige Oszillationen auf, deren relative Amplitude bis zu 4 Größenordnungen umfassen kann und deren Periodendauer mit 4 Jahren der dominanten Generationsdauer der Lachse entspricht. Damit sind diese Populationsoszillationen den sogenannten Einzelgenerationszyklen (*single-generation cycles*) zuzuordnen, die auch bei anderen Fischarten [50], aber auch in Insektenpopulationen [96] oder bei Daphnien [78] beobachtet und analysiert worden sind. Anders als die klassischen Räuber-Beute-Oszillationen, die z. B. im Luchs-Schneehase-System in Kanada beobachtet werden [6, 10, 97] und sich durch eine deutlich längere Periodendauer auszeichnen [98], benötigt man zur theoretischen Beschreibung der Einzelgenerationszyklen strukturierte Populationsmodelle.

Die als zyklische Dominanz (*cyclic dominance*) bezeichneten Oszillationen der Sockeye-Lachse sind seit mehr als 100 Jahren bekannt [99], allerdings wurde noch keine befriedigende Erklärung für sie gefunden [100, 101]. Existierende Ansätze stützen sich z. B. auf transiente oder stochastische Einflüsse [102], genetische Gründe [100, 103] oder auf den Einfluss der Fischerei [104]. Mit dem in dieser Arbeit entwickelten Modell kann gezeigt werden, dass das Oszillationsmuster ein Attraktor der Populationsdynamik ist, der durch eine starke Resonanz nach einer Neimark-Sacker-Bifurkation entsteht. Darüber hinaus zeigt sich, dass das diskutierte Modell ein generisches Beispiel für Systeme ist, in denen zwei periodische Attraktoren koexistieren. Die Ergebnisse dieses Kapitels sind in zwei Manuskripten zusammengefasst, die als Vorabveröffentlichung zur Verfügung stehen [105, 106].



2 Grundlagen der Populationsdynamik

In diesem Kapitel wird die Grundform der Populationsdynamikgleichungen entwickelt, die in den darauf folgenden Kapiteln verwendet werden. Dafür wird zunächst der klassische Fall diskutiert, der von homogenen Populationen ausgeht und auch keine Körpermassenunterschiede zwischen verschiedenen Spezies berücksichtigt. Die Implikationen unterschiedlicher Körpermassen für den Metabolismus der Spezies und für ihr Jagdverhalten werden im darauf folgenden Abschnitt behandelt, bevor im letzten Teil die Erweiterung der Gleichungen auf inhomogene Populationen diskutiert wird.

2.1 Generelle Form klassischer Populationsdynamik

Dynamische Gleichungen für Populationsdichten

Die Grundgleichungen für die Dynamik zweier Spezies mit Populationsgrößen¹ N_1 und N_2 , wobei die zweite Spezies Prädator der ersten ist, wurden von Lotka [55] und Volterra [56] unabhängig voneinander als gewöhnliche, nichtlineare Differentialgleichungen eingeführt. In Volterras Formulierung lauten sie

$$\begin{aligned}\frac{dN_1(t)}{dt} &= (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2(t))N_1(t) \\ \frac{dN_2(t)}{dt} &= (-\epsilon_2 + \gamma_2 N_1(t))N_2(t).\end{aligned}\tag{2.1}$$

Hier sind ϵ_1 und ϵ_2 die Geburtenrate der Beute (N_1) bzw. die Mortalitätsrate der Räuberspezies (N_2). γ_1 ist die Prädationsrate pro Räuber und γ_2 gibt an, wie viele Räuberindividuen pro vorhandenem Beuteindividuum von einem Räuber erzeugt werden können. Dass die Wachstumscoeffizienten in beiden Gleichungen linear in der jeweils anderen Populationsgröße sind, wird von beiden Autoren nur als Näherung betrachtet.

Das für zwei Spezies formulierte System (2.1) lässt sich wie folgt für beliebige Spezieszahlen und beliebige Funktionsformen der Interaktion zwischen Spezies generalisieren:

$$\frac{dN_i}{dt} = \sum_{j \in R_i} \lambda_{ij} g_{ij}(\mathbf{N}) N_i - \sum_{k \in P_i} g_{ki}(\mathbf{N}) N_k - \alpha_i N_i.\tag{2.2}$$

Um die Notation abzukürzen wird hier und im Folgenden das Zeitargument der Populationsdichten N_i unterdrückt. \mathbf{N} bezeichnet die Gesamtheit aller Populationsdichten als Vektor. In dieser Gleichung gibt R_i die Menge der Ressourcen (Beutespezies) und

¹ Genau genommen handelt es sich um Populationsdichten. Da in dieser Arbeit jedoch stets von räumlich homogenen Habitaten und ebenso homogenen Populationsdichten ausgegangen wird, können die Begriffe Populationsgröße und Population als Abkürzung für Population pro Einheitsvolumen verstanden werden und äquivalent zum Begriff Populationsdichte verwendet werden.

P_i die Menge der Prädatoren von Spezies i an. Durch die Festlegung dieser Mengen für jede Spezies ist die Struktur des zugrundeliegenden Nahrungsnetzes bestimmt. Die Funktion $g_{ij}(\mathbf{N})$ ist die funktionelle Antwort (*functional response*), die die Rate, mit der Individuen der Spezies i Beuteindividuen der Spezies j konsumieren, angibt. Erlegte Beutetiere werden mit einer Umwandlungseffizienz (auch: ökologische Effizienz) λ_{ij} in Räuberindividuen umgesetzt. Der Term $\lambda_{ij}g_{ij}(\mathbf{N})N_i$ gibt damit die totale Nahrungsassimilationsrate der Spezies i durch Konsum der Spezies j an und entsprechend bezeichnet $g_{ki}(\mathbf{N})N_k$ den Verlust von Individuen durch Prädation durch Spezies k . Der Parameter α_i ist die Mortalitätsrate.

Wenn angenommen wird, dass die Populationen eines Systems nicht nur durch die verfügbare Nahrung begrenzt sind, sondern auch durch intraspezifische Konkurrenz um Ressourcen wie z. B. Nistplätze, kann dies durch einen negativen Term, der quadratisch in der Populationsgröße ist, modelliert werden (siehe z. B. [20, 22]).

Als Quellterm, der die von allen Spezies dissipierte Energie (Biomasse) zur Verfügung stellt, kann man entweder unbegrenzt verfügbare Umweltressourcen wie Sonnenlicht oder Wasser als spezielle Knoten mit konstanter Dichte einführen, oder man weist den Basalarten (Spezies, die keine anderen Spezies konsumieren, d. h. $R_{\text{basal}} = \emptyset$) statt des Konsum- und des Mortalitätsterms einen effektiven Wachstumsterm zu. Gebräuchlich ist hier z. B. die logistische Gleichung

$$\frac{dN_{\text{basal}}}{dt} = rN_{\text{basal}} \left(1 - \frac{N_{\text{basal}}}{K} \right) - (\text{Verluste durch Prädatoren}), \quad (2.3)$$

die mit maximaler Wachstumsrate r und maximaler Populationsdichte (*carrying capacity*) K das Wachstum einer biologischen Population beschreibt. Alternativ kann die Verfügbarkeit eines limitierenden Nährstoffes mit einer Chemostatgleichung der Form

$$\frac{dN_{\text{basal}}}{dt} = Z - VN_{\text{basal}} - (\text{Verluste durch Prädatoren}) \quad (2.4)$$

modelliert werden, wobei Z die konstante Einfluss- oder Zuwachsrates des Stoffes ist und VN_{basal} die konzentrationsabhängige Ausfluss- oder Verlustrate.

Grundtypen der funktionellen Antwort

Die funktionelle Antwort $g_{ij}(\mathbf{N})$ gibt an, wie viele Beuteindividuen der Spezies j ein Prädatoren der Spezies i pro Zeiteinheit konsumiert. In Lotka-Volterra-Gleichungen der Form (2.1) steigt sie linear mit der Beutedichte:

$$g_{ij}(N_j) = a_{ij}N_j. \quad (2.5)$$

Hier ist a_{ij} die konstante Beutegreifrate (*capture rate*), die die Begegnungsrate zwischen Räuber und Beute sowie die Wahrscheinlichkeit, dass der Räuber Erfolg beim Überwältigen der Beute hat, beinhaltet. Diese Form der Konsumrate wird oft als Lotka-Volterra- oder als Typ 1-funktionelle Antwort bezeichnet und wird häufig in der mathematischen Literatur zur Dynamik von Populationen verwendet [107]. Sie ist jedoch nur bei kleinen

Beutedichten eine gute Näherung, da zu erwarten ist, dass die Konsumrate eines Prädators bei hohen Beutedichten gegen einen Maximalwert konvergiert.

Dies wird in der funktionellen Antwort vom Typ 2 (auch: Holling-Typ 2) berücksichtigt [57], deren auf beliebige Zahlen von Beutespezies verallgemeinerte Form

$$g_{ij}(\mathbf{N}) = \frac{a_{ij}N_j}{1 + \sum_{l \in R_i} h_{il}a_{il}N_l} \quad (2.6)$$

ist [108]. Hier gibt h_{il} die Handhabungszeit (*handling time*) des Jägers i für ein Individuum der Beute l an. Diese Form lässt sich anschaulich verstehen, wenn man bedenkt, dass ein Prädator zum Erlegen, Fressen und Verdauen jedes Beuteindividuums Zeit benötigt (die Handhabungszeit h_{il}), die er nicht zum Jagen weiterer Beute verwenden kann. Bei kleinen Beutedichten und entsprechend niedrigen Konsumraten fällt dies kaum ins Gewicht und die funktionelle Antwort steigt linear mit der Beutedichte. Für sehr hohe Beutedichten ($N_j \rightarrow \infty$) muss ein Prädator dagegen kaum noch Zeit für die Jagd aufwenden, da er praktisch ständig auf Beutetiere trifft. Die erzielte Konsumrate hängt in diesem Extremfall nur noch von der Geschwindigkeit, mit der der Jäger die Beute verarbeiten bzw. verdauen kann, ab, und ist unabhängig von der Beutedichte. Im betrachteten Fall konvergiert die Konsumrate damit gegen $1/h_{ij}$. Die Summe im Nenner von Gleichung (2.6) geht über alle Beutespezies, da die Zeit, die für die Beutehandhabung benötigt wird, von der Gesamtmenge erlegter Beute abhängt. Die Typ 2-funktionelle Antwort gehört zu den in der Literatur am weitesten verbreiteten funktionellen Formen der Konsumrate.

Es ist möglich, dass die Begegnungsrates zwischen Räubern und Beute, die in die Beutegreifrate a_{ij} eingeht, nicht konstant ist, sondern ebenfalls von der Beutedichte abhängt. Die Annahme eines linearen Zusammenhangs,

$$a_{ij}(t) = b_{ij}N_j(t), \quad (2.7)$$

führt auf die Holling-Typ 3-funktionelle Antwort

$$g_{ij}(\mathbf{N}) = \frac{b_{ij}N_j^2}{1 + \sum_{l \in R_i} h_{il}b_{il}N_l^2}, \quad (2.8)$$

die einen sigmoidalen Verlauf in Abhängigkeit von der Beutedichte hat (Abb. 2.1). Mitunter werden auch funktionelle Antworten verwendet, die zwischen den Typen 2 und 3 interpolieren [59, 109], was auf den aus der Molekülkinetik stammenden Hill-Koeffizienten h führt [110, 111]. Wenn in Gleichung (2.7) die Beutedichte N_j nicht linear, sondern mit einem Exponenten q eingeht, erhält man eine verallgemeinerte Typ 3-funktionelle Antwort mit Hill-Koeffizient $h = 1 + q$:

$$g_{ij}(\mathbf{N}) = \frac{b_{ij}N_j^h}{1 + \sum_{l \in R_i} h_{il}b_{il}N_l^h}. \quad (2.9)$$

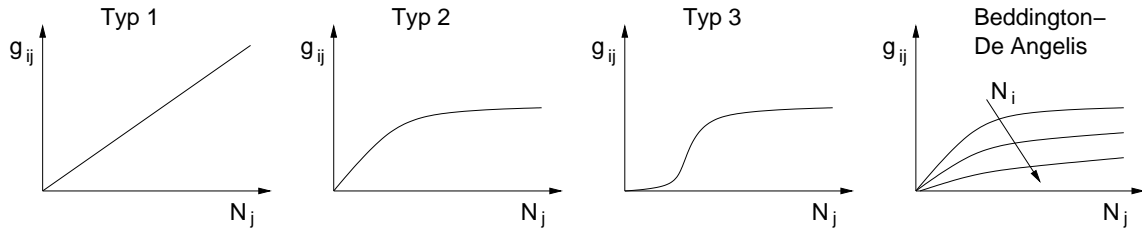


Abbildung 2.1: Die 4 wichtigsten Typen der funktionellen Antwort als Funktion der Beutedichte N_j .

Neben der Beutedichte kann auch die Prädatorendichte einen Einfluss auf die funktionelle Antwort haben. Durch Interferenz-Konkurrenz (gegenseitiges Stören bei der Nahrungssuche) und andere Formen der Interaktion zwischen Prädatoren (z. B. Paarung) sinkt die Konsumrate, was in der Beddington-De Angelis-funktionellen Antwort [60, 61] wie folgt berücksichtigt wird:

$$g_{ij}(\mathbf{N}) = \frac{a_{ij}N_j}{1 + \sum_{l \in R_i} h_{il}a_{il}N_l + c_iN_i}. \quad (2.10)$$

Andere Formen der Räuberabhängigkeit sind denkbar, allerdings beschreibt die hier vorgestellte experimentelle Daten am besten - und auch besser als die von der Prädatorendichte unabhängigen funktionellen Antworttypen 2 und 3 [62].

Sowohl Typ 3-funktionelle Antwort als auch Beddington-De Angelis-funktionelle Antwort haben, verglichen mit der Typ 2-funktionellen Antwort, einen stabilisierenden Einfluss auf die Populationsdynamik [109]². In Abbildung 2.1 sind die qualitativen Verläufe der verschiedenen Formen der Konsumrate als Funktion der Beutedichte dargestellt.

2.2 Körpermassenabhängige Biomassendynamik

Die folgenden Überlegungen werden anhand dynamischer Gleichungen mit Holling-Typ 2-funktioneller Antwort durchgeführt, da diese aufgrund ihrer weiten Verbreitung als Grundmodell realistischer Räuber-Beute-Modelle angesehen werden kann.

Biomassen als dynamische Variablen

Im Allgemeinen haben die Spezies in einem Nahrungsnetz unterschiedliche mittlere Körpermassen m_i , was Einfluss auf die in den obigen Gleichungen eingeführten Parameter hat. Um dies zu berücksichtigen, ist es zunächst zweckmäßig, statt der Populationsdichten $N_i(t)$ die Biomassendichten $B_i(t) = N_i(t)m_i$ der Spezies als dynamische Variablen zu betrachten, da die relevanten Raten in der Regel in Einheiten der Biomasse

² Eine Kombination der beiden Typen ist im Prinzip leicht zu konstruieren, wird aber in der Literatur faktisch nicht verwendet.

definiert sind. Durch Multiplikation von Gleichung (2.2) mit m_i und Einsetzen von (2.6) erhalten wir

$$\frac{dB_i}{dt} = \sum_{j \in R_i} \lambda_{ij} \frac{a_{ij} N_j}{1 + \sum_{l \in R_i} h_{il} a_{il} N_l} B_i - \sum_{k \in P_i} \frac{a_{ki} B_i}{1 + \sum_{l \in R_k} h_{kl} a_{kl} N_l} N_k - \alpha_i B_i. \quad (2.11)$$

Die verbliebenen Populationsdichten in den funktionellen Antworten werden in Biomassendichten umgerechnet, indem man die Körpermassenabhängigkeit der Parameter λ_{ij} und h_{ij} ausnutzt. Da λ_{ij} die Umwandlungseffizienz von Beute- (j) in Räuberindividuen (i) darstellt, gilt offensichtlich $\lambda_{ij} = \lambda \frac{m_j}{m_i}$, wobei der konstante Parameter λ die Umwandlungs- oder Assimilationseffizienz für Biomasse angibt, für die $\lambda < 1$ gilt. Für die Handhabungszeit h_{ij} wird die vereinfachende Annahme gemacht, dass sie durch die Zeit, die zum Verdauen eines Beuteindividuums benötigt wird, dominiert ist. Da für einen Prädator gegebener Körpergröße die Verdauung einer Masseneinheit Nahrung stets die gleiche Zeit in Anspruch nehmen sollte, kann die Handhabungszeit pro Beuteindividuum auch als $h_{ij} = h_i m_j$ geschrieben werden. Hier ist h_i die nur noch von der Körpermasse des Prädators (siehe unten) abhängige Handhabungszeit pro Beute-Biomasseneinheit. Dies in Gleichung (2.11) eingesetzt liefert

$$\frac{dB_i}{dt} = \sum_{j \in R_i} \frac{\lambda}{m_i} \frac{a_{ij} B_j}{1 + \sum_{l \in R_i} h_i a_{il} B_l} B_i - \sum_{k \in P_i} \frac{1}{m_k} \frac{a_{ki} B_i}{1 + \sum_{l \in R_k} h_k a_{kl} B_l} B_k - \alpha_i B_i. \quad (2.12)$$

Da die Gesamt-Biomassenkonsumrate eines Prädators (i), $\sum_{j \in R_i} \frac{a_{ij} B_j}{1 + \sum_{l \in R_i} h_i a_{il} B_l}$, nun für unendlich hohe Beutebiomassendichten gegen $\frac{1}{h_i}$ konvergiert, macht es Sinn, die maximale Konsumrate $\tilde{I}_i = \frac{1}{h_i}$ bzw. die massenspezifische maximale Konsumrate (*ingestion rate*) $I_i = \frac{\tilde{I}_i}{m_i}$ zu definieren.

An dieser Stelle muss noch auf einen Interpretationsunterschied zwischen den Populationsdynamikgleichungen (2.2) und den Biomassendynamikgleichungen (2.12) eingegangen werden. Populationsdichten ändern sich nur, wenn Individuen geboren werden oder sterben. Der Parameter α_i in Gleichung (2.2) hat daher die Bedeutung einer Mortalitätsrate. Biomassendichten können sich hingegen auch durch Gewichtszunahme von Individuen infolge von Nahrungsaufnahme sowie durch Gewichtsabnahme infolge von Respiration (Atmung)³ ändern. Wenn die Respirationsrate größer ist als die Nahrungsassimilationsrate, tritt zudem hungerbedingte Mortalität auf. Respiration und Mortalität werden daher im Biomassenbild zusammengefasst oder die Mortalität wird, da ihre quantitative Bedeutung deutlich geringer ist als die der Respiration, ganz vernachlässigt [47, 112], so dass der Parameter α_i in Gleichung (2.12) die Respirationsrate pro Masseneinheit darstellt. Dass aufgenommene Nahrung durch Respiration verloren geht

³ Atmung bezeichnet hier den Prozess der Energiegewinnung durch die Oxidation organischer Moleküle in den Zellen. Der Gewichtsverlust entsteht dabei durch die Abgabe der End- oder Abbauprodukte wie etwa CO₂ oder Wasser.

und nicht zur Erzeugung neuer Individuen genutzt werden kann, wird im Populationsbild durch eine geringere Umwandlungseffizienz λ_{ij} berücksichtigt. Bei angenommener Körpermassengleichheit von Räuber und Beute gibt Krebs [113] einen Wert von $\lambda_{ij} = 0,23$ an, während die Assimilationseffizienz λ , die angibt, welcher Anteil der aufgenommenen Nahrung vom Körper aufgenommen werden kann (und damit für Respiration und Reproduktion zur Verfügung steht), deutlich größer ist: Für pflanzliche Nahrung beträgt sie ca. 0,45 und für tierische sogar 0,85 [47].

Allometrische Skalierung des Metabolismus

Die metabolische Rate (Stoffwechselrate) eines Lebewesens, die sowohl seine Respirationsrate als auch seine maximale Konsumrate bestimmt, ist umso größer, je größer seine Körpermasse ist. Zwischen Spezies mit unterschiedlichen mittleren Körpergrößen variiert der Metabolismus systematisch, jedoch nicht proportional (isometrisch) zur Körpergröße, sondern gemäß einer allometrischen Relation. Die genaue funktionelle Form des Zusammenhangs ist nicht vollständig geklärt, generell wird für die metabolische Rate $\mathcal{M}(m_i)$ jedoch ein Potenzgesetz

$$\mathcal{M}(m_i) \propto m_i^d \quad (2.13)$$

angenommen (Kleibers Gesetz, [44]). Der genaue Wert des Exponenten d ist Gegenstand fortdauernder Debatten. Kleiber und andere Autoren (z. B. [114]) geben einen Wert von $3/4$ an, während andere Datensätze einen Wert von $2/3$ unterstützen [115, 116]. Letzterer lässt sich mit einfachen geometrischen Überlegungen begründen, da der Metabolismus von größeren Tieren nur so schnell steigen sollte, wie sie die dabei erzeugte Wärme über ihre Oberfläche wieder abgeben können [117]. Für beide Werte gibt es jedoch gute theoretische Argumente, die von der Optimierung des Transportnetzwerks der Metabolite (dem Blutgefäßsystem in Tieren) ausgehen [118, 119]. Besondere Beachtung hat dabei der Ansatz erhalten, der den $3/4$ -Exponenten mit der fraktalen Struktur des Gefäßsystems erklärt [120, 121].

Trotz der widersprüchlichen theoretischen Modelle und der uneindeutigen empirischen Datenlage (neueste Datenanalysen sprechen sogar dafür, dass der Zusammenhang zwischen Körpergröße und metabolischer Rate des Individuums nicht durch ein einfaches Potenzgesetz beschrieben werden kann [122]) wird in der vorliegenden Arbeit durchgängig der Exponent $3/4$ verwendet. Dieser Wert scheint sich zunehmend als Standard durchzusetzen (siehe z. B. [45, 47, 48, 123, 49]) und somit bleibt die Vergleichbarkeit mit anderen Arbeiten in dieser Hinsicht erhalten.

Brown et al. [45] haben ausgehend vom Exponenten $3/4$ die metabolische Theorie der Ökologie (*metabolic theory of ecology*, MTE) entwickelt, in der sie wichtige physiologische Raten wie Herzschlag und Mortalitätsrate, aber auch für ganze Populationen relevante Größen wie Populationswachstumsrate und maximale Populationsdichte auf die metabolische Rate zurückführen und so die Skalierung dieser Größen mit der mittleren Körpergröße festlegen⁴. Gemäß dieser Theorie skalieren Respirationsrate und ma-

⁴ In [45] wird auch ausführlich auf die Temperaturabhängigkeit der metabolischen Rate sowie deren Implikation für abgeleitete Größen eingegangen. Dies wird hier unterdrückt, da in sämtlichen in den

ximale Nahrungsaufnahmerate von Individuen einer Spezies mit mittlerer Körpermasse m_i wie $m_i^{3/4}$, woraus für die massenspezifischen Raten

$$\alpha_i = \alpha m_i^{-\frac{1}{4}} \quad \text{und} \quad I_i = \frac{1}{h_i m_i} = I m_i^{-\frac{1}{4}} \quad (2.14)$$

folgt. Aufgrund der Proportionalität der beiden Raten wird die Nahrungsaufnahmerate oft als Vielfaches der Respirationsrate geschrieben ($I_i = y\alpha_i$) [48]. Die metabolischen Konstanten α und y (bzw. I) dienen der Charakterisierung des metabolischen Typs der Spezies, wie etwa wechselwarm wirbellos (ectotherm invertebrat) oder gleichwarm (endotherm).

Körpermassenabhängigkeit des Jagdverhaltens

Zuletzt muss noch geklärt werden, wie die Beutegreifraten a_{ij} von den mittleren Körpermassen der Spezies i und j abhängen. Hierfür wird der Ansatz

$$a_{ij} = a_{1_i}(m_i) \cdot a_{2_{ij}}(m_i, m_j) \cdot f_{ij} \quad (2.15)$$

gewählt. Mit dem Parameter f_{ij} wird berücksichtigt, dass ein Prädator nicht alle seine Beutespezies gleichzeitig jagen kann und die ihm zur Jagd zur Verfügung stehende Zeit aufteilen muss. Oft wird er auf $1/(\text{Zahl der Beutespezies von } i)$ gesetzt [20, 48], er kann aber auch zur dynamischen Anpassung des Jagdverhaltens an sich ändernde Beutedichten genutzt werden [22, 64]. Für die Funktion $a_{1_i}(m_i)$ wird in der Literatur traditionell die implizite Annahme gemacht, dass es sich um ein Potenzgesetz der Form

$$a_{1_i}(m_i) = \alpha m_i^{\frac{3}{4}} \quad (2.16)$$

handelt [47], da dies zu gewissen Vereinfachungen in der funktionellen Antwort führt (siehe unten). Mechanistisch lässt sich diese Annahme durch die höhere Bewegungsrate und die Vergrößerung des nach Beute absuchbaren Gebietes größerer Organismen motivieren [54].

Die Funktion $a_{2_{ij}}(m_i, m_j)$ ermöglicht es, die Abhängigkeit des Jagderfolgs vom Räuber-Beute-Körpermassenverhältnis zu berücksichtigen. Verschiedene experimentelle und empirische Studien haben gezeigt, dass hier ein unimodaler Zusammenhang existiert [51, 52, 53, 124, 125, 126]. Zunächst wächst die Wahrscheinlichkeit des Jagderfolgs mit dem Räuber-Beute-Massenverhältnis, da die Geschwindigkeit der Prädatoren zunimmt. Bei zu großen Massenverhältnissen verschlechtern sich die Erfolgsaussichten der Prädatoren allerdings wieder, da sich dann die schlechte Detektierbarkeit sowie die erhöhte Beweglichkeit kleiner Beutetiere auf kurzen Längenskalen bemerkbar machen [50, 54]. Auf die Funktion $a_{2_{ij}}(m_i, m_j)$ wird im Folgenden (insbesondere in Kapitel 4) als Jagdkoeffizient verwiesen und ihre Argumente werden unterdrückt.

folgenden Kapiteln diskutierten Simulationen von einer konstanten Umgebungstemperatur ausgegangen wird.

Durch Einsetzen von (2.14), (2.15) und (2.16) in Gleichung (2.12) erhält man schließlich

$$\frac{dB_i}{dt} = \sum_{j \in R_i} \frac{\lambda I}{m_i^{\frac{1}{4}}} \cdot \frac{a_{2ij} f_{ij} B_j}{\frac{I}{a} + \sum_{l \in R_i} a_{2il} f_{il} B_l} B_i - \sum_{k \in P_i} \frac{I}{m_i^{\frac{1}{4}}} \cdot \frac{a_{2ki} f_{ki} B_i}{\frac{I}{a} + \sum_{l \in R_k} a_{2kl} f_{kl} B_l} B_k - \frac{\alpha}{m_i^{\frac{1}{4}}} B_i. \quad (2.17)$$

Der Term $\frac{I}{a}$ im Nenner der funktionellen Antwort ist die konstante und für alle Spezies identische Halbsättigungsdichte B_0 . Für einen Räuber, der nur eine Beutespezies hat, gibt sie die Beutedichte an, bei der der Räuber die Hälfte seiner maximalen Konsumrate realisieren kann.

Mit der als Funktion der Biomassendichten geschriebenen Holling-Typ 2-funktionellen Antwort

$$g_{ij} = I_i \frac{a_{2ij} f_{ij} B_j}{B_0 + \sum_{l \in R_i} a_{2il} f_{il} B_l} \quad (2.18)$$

lässt sich die Biomassendynamik für ein Netzwerk interagierender Spezies damit wie folgt vereinfacht darstellen:

$$\frac{dB_i}{dt} = \sum_{j \in R_i} \lambda g_{ij} B_i - \sum_{k \in P_i} g_{ki} B_k - \alpha_i B_i. \quad (2.19)$$

2.3 Biomassendynamik in einem stadienstrukturierten Modell

In diesem Abschnitt wird die Biomassendynamik (2.19) zu einem Modell erweitert, dass jede Population in zwei ontogenetische Stadien, Juvenile und Adulte, aufteilt. Die Biomassendichten der beiden Stadien einer Spezies i werden mit J_i und A_i bezeichnet. Das hier vorgestellte Modell wurde in [81] von de Roos et al. aus einem physiologisch strukturierten Populationsmodell (also einem Modell mit kontinuierlicher Größenverteilung der Individuen) hergeleitet. Durch die Reduktion auf zwei Stadien gehen notwendigerweise Informationen verloren, aber das stadienstrukturierte Modell ist so formuliert, dass die Fixpunkte der Dynamik (jedoch nicht unbedingt deren Stabilität) mit denen des physiologisch strukturierten Modells übereinstimmen. Dadurch wird im stadienstrukturierten Modell implizit angenommen, dass die Größenverteilung der Individuen zu jedem Zeitpunkt der stationären Größenverteilung entspricht, die sich im physiologisch strukturierten Modell bei der zu dem Zeitpunkt gegebenen Ressourcenverfügbarkeit und adulten Reproduktionsrate einstellt. Das führt dazu, dass die Reifungsrate der Juvenilen instantan auf Änderungen der Biomassendichte der Juvenilen, z. B. durch eine Erhöhung der Geburtenrate, reagiert. Die Zeitverzögerung, die durch das notwendige Wachsen der neugeborenen Individuen bis zum Erreichen der Reifungsgröße entsteht, wird dadurch zum Teil übergangen.

Grundannahmen des hier diskutierten Zwei-Stadien-Biomassenmodells sind weiter, dass die Juvenilen einer Population lediglich wachsen und beim Erreichen einer bestimmten Körpergröße zu adulten Individuen heranreifen. Die adulten Tiere

wiederum investieren sämtliche Nahrung, die sie nicht zur Deckung ihrer metabolischen Bedürfnisse benötigen, in Reproduktion und wachsen dementsprechend nicht weiter. In einem ersten Schritt werden die dynamischen Gleichungen für eine stadienstrukturierte Population vorgestellt, die zwar Nahrung konsumiert, selbst aber nicht Ziel von Prädation ist. Im zweiten Schritt werden die Terme der Gleichung (2.19) mit den Raten des stadienstrukturierten Modells in Verbindung gebracht und so das stadienstrukturierte Biomassenmodell für allgemeine Räuber-Beute-Systeme definiert.

Eine stadienstrukturierte Konsumentenpopulation

Die relevanten biologischen Prozesse, die in einem stadienstrukturierten Modell neben Nahrungsaufnahme und Respiration bzw. Mortalität berücksichtigt werden, sind Reproduktion (Erzeugung juveniler Biomasse durch das adulte Stadium), Wachstum von Juvenilen und Reifung zu adulten Individuen. Dies wird durch Gleichungen der Struktur

$$\begin{aligned}\frac{dJ}{dt} &= v_A^+ A + v_J J - \gamma^+ J - \mu_J J \\ \frac{dA}{dt} &= \gamma^+ J + v_A^- A - \mu_A A\end{aligned}\tag{2.20}$$

erreicht. Hier wurde mit $v_{J,A}^{(+,-)}$ die Netto-Biomassenproduktionsrate des juvenilen bzw. adulten Stadiums eingeführt. Sie ergibt sich aus der Differenz zwischen Nahrungsassimilationsrate (der funktionellen Antwort $g_{J,A}$ multipliziert mit der Biomassenassimilationseffizienz λ) und der Respirationsrate $\alpha_{J,A}$. γ ist die nahrungsabhängige Rate der Reifung von Juvenilen zu Adulten. Mit $\mu_{J,A}$ wird die stadienspezifische Mortalitätsrate bezeichnet, die hier anders als im vorangegangenen Teilkapitel gesondert aufgeführt wird. Die oberen Indizes + und – in den Gleichungen (2.20) geben an, dass die entsprechenden Terme nur dann berücksichtigt werden, wenn sie positiv (+) bzw. negativ (–) sind. Dies folgt als logische Bedingung aus der Interpretation der Terme in den Gleichungen.

Der erste Term in der ersten Gleichung (2.20) ist die Reproduktionsrate, die durch die Biomassenproduktion des adulten Stadiums gegeben ist. Wenn die Nahrungsaufnahme der adulten Individuen nicht ausreicht, um die eigenen metabolischen Bedürfnisse zu erfüllen ($g_A < \alpha_A$), stellen sie die Reproduktion ein und erleiden stattdessen eine erhöhte Mortalität aufgrund von Hunger (zweiter Term in der zweiten Gleichung (2.20)). Der zweite Term in der ersten Gleichung (2.20) gibt die Vergrößerung der Biomasse des juvenilen Stadiums durch körperliches Wachstum der Juvenilen ($v_J > 0$) bzw. die Abnahme der Biomasse durch hungerbedingte Mortalität⁵ ($v_J < 0$) an. Der dritte Term berücksichtigt die Abnahme der juvenilen Biomasse durch Reifung und Übergang ins adulte Stadium und tritt dementsprechend als positiver Beitrag in der Gleichung des

⁵ Realistischere Modelle erlauben es durch eine Aufteilung der Körpermasse der Individuen in einen abbaubaren und einen nicht abbaubaren Teil, hier auch Gewichtsverlust zu berücksichtigen. Die Komplexität der Modelle wird dadurch allerdings erheblich gesteigert [50].

adulten Stadiums wieder auf. Reifung findet natürlich auch nur dann statt, wenn den Juvenilen ausreichend Nahrung zur Verfügung steht.

Die Reifungsrate γ hängt sowohl von der Wachstumsrate der juvenilen Individuen als auch von deren Wahrscheinlichkeit, bis zum Erreichen der Reifungsgröße zu überleben, ab. Dementsprechend gehen neben der Biomassenproduktionsrate der Juvenilen auch noch ihre Mortalität und das Verhältnis der Körpergrößen bei Geburt und Reifung, z , in die Reifungsrate ein. Aus diesem Grund ist es notwendig, die Mortalitätsrate μ_J getrennt von der Respirationsrate α_J betrachten zu können. Die genaue funktionelle Form der Reifungsrate wurde unter der Maßgabe entwickelt, dass die Fixpunkte der Biomassendynamik mit dem Fixpunkt der Populationsdynamik des physiologisch strukturierten Modell übereinstimmen und ist durch

$$\gamma = \frac{\nu_J - \mu_J}{1 - z^{1 - \frac{\mu_J}{\nu_J}}} \quad (2.21)$$

gegeben. Diese Funktion hat das gleiche Vorzeichen wie ν_J , geht also gegen 0 für $\nu_J \rightarrow 0$. Für $\nu_J \rightarrow \mu_J$ besitzt sie den regulären Grenzwert $\frac{-\mu_J}{\ln(z)} > 0$. Für $z \rightarrow 1$ (identische Masse bei Geburt und Reifung) divergiert die Funktion, da die Juvenilen in dem Fall instantan reifen. Die Biomasse des juvenilen Stadiums geht damit gegen 0 und das Zwei-Stadien-System reduziert sich auf den Fall einer unstrukturierten Population. Für $z \rightarrow 0$ ergibt sich keine sinnvolle Dynamik, da dieser Fall die Randbedingung der partiellen Differentialgleichung der juvenilen Größenverteilung im zugrundeliegenden physiologisch strukturierten Modell verletzt.

Stadienstrukturierte Biomassendynamik in allgemeinen Räuber-Beute-Systemen

Um das stadienstrukturierte Biomassenmodell auf beliebig große Räuber-Beute-Systeme zu verallgemeinern, müssen die hier eingeführten Raten mit den Termen der für allgemeine Systeme formulierten Biomassendynamik (2.19) identifiziert werden. Die Biomassenproduktionsrate des Stadiums s einer Spezies i ist im Kontext allgemeiner Räuber-Beute-Systeme durch

$$\nu_{s_i} = \lambda \sum_{(t,j) \in R_{s_i}} g_{s_i t_j} - \alpha_{s_i} \quad (2.22)$$

gegeben und fasst damit den ersten und dritten Term aus Gleichung (2.19) zusammen. Die Summation erfolgt nun über die Stadien t der Beutespezies j .

Der Hauptunterschied zwischen dem stadienstrukturierten Modell (2.20) und der Biomassendynamik (2.19) ist, dass das stadienstrukturierte Modell zwischen Biomassenverlust durch Respiration und Verringerung der Populationsgröße durch Mortalität unterscheidet. Die totale Mortalitätsrate pro Biomasseneinheit, μ_{s_i} , setzt sich nun aus den Verlusten durch Prädation sowie der Hintergrundmortalitätsrate $\tilde{\mu}_{s_i}$ zusammen:

$$\mu_{s_i} = \sum_{(t,k) \in P_{s_i}} g_{t_k s_i} \frac{B_{t_k}}{B_{s_i}} + \tilde{\mu}_{s_i} \quad (2.23)$$

Hier bezeichnen B_{s_i} und B_{t_k} die Biomassen des betrachteten Stadiums sowie eines Prädatorstadiums t_k . Die Hintergrundmortalitätsrate $\tilde{\mu}_{s,i}$ kann nicht vernachlässigt werden, da es möglich ist, dass das Juvenilstadium einer Spezies keine Prädatoren hat und die Reifungsrate γ für $\mu_{J_i} \rightarrow 0$ größer als die Wachstumsrate ν_{J_i} wird.

Zusammenfassend ist das allgemeine stadienstrukturierte Biomassenmodell durch

$$\begin{aligned}\frac{dJ_i}{dt} &= \nu_{A_i}^+ A_i + \nu_{J_i} J_i - \gamma_i^+ J_i - \mu_{J_i} J_i \\ \frac{dA_i}{dt} &= \gamma_i^+ J_i + \nu_{A_i}^- A_i - \mu_{A_i} A_i,\end{aligned}\tag{2.24}$$

mit den Reifungsraten

$$\gamma_i = \frac{\nu_{J_i} - \mu_{J_i}}{1 - z^{\frac{\mu_{J_i}}{\nu_{J_i}}}}\tag{2.25}$$

und den Biomassenproduktions- und Mortalitätsraten (2.22) und (2.23), die die Information über die Netzwerkstruktur beinhalten, gegeben.

Die massenspezifischen metabolischen Raten (maximale Nahrungsaufnahme, Respiration und Hintergrundmortalitätsrate) variieren zwischen den Spezies weiterhin wie $m_i^{-1/4}$ (wobei m_i nun die Körpermasse der adulten Individuen darstellt). Für die intraspezifische Skalierung des Metabolismus wird im stadienstrukturierten Modell dagegen die vereinfachende Annahme gemacht, dass die massenspezifischen Raten konstant sind [47, 81]. Erst dadurch ist es möglich, für das juvenile Stadium, dass ja aus Individuen mit einer breiten Körpermassenverteilung besteht, feste metabolische Raten anzugeben, die zudem mit denen des adulten Stadiums übereinstimmen. Diese Vereinfachung ist dann gerechtfertigt, wenn die Körpermassenunterschiede zwischen den Individuen einer Spezies kleiner sind als die mittleren Körpermassenunterschiede zwischen verschiedenen Spezies. Wie in Kapitel 4 diskutiert wird, ist dies in Nahrungsnetzen im Allgemeinen der Fall.



3 Alternative stabile Zustände in stadienstrukturierten Populationen

In diesem Kapitel wird die Dynamik einer einzelnen stadienstrukturierten Population untersucht. Die Individuen der beiden ontogenetischen Stadien konsumieren unterschiedliche Ressourcen, so dass sie nicht miteinander konkurrieren. Eventuelle Prädatoren der Spezies werden nicht explizit betrachtet, können die Populationsdynamik aber über die Mortalitätsraten der beiden Stadien beeinflussen.

Über weite Parameterbereiche koexistieren zwei Attraktoren der Dynamik. Diese lassen sich unterschiedlichen Populationszuständen zuordnen, die entweder durch eine große Biomasse des juvenilen oder des adulten Stadiums gekennzeichnet sind. Die Folgen, die das Auftreten der alternativen stabilen Zustände für das Ökosystem haben kann, in das die Population eingebettet ist, werden im abschließenden Abschnitt diskutiert.

3.1 Alternative stabile Zustände in ökologischen Systemen

Im Allgemeinen bezeichnen alternative stabile Zustände in ökologischen Systemen Zustände, die über einen nicht verschwindenden Bereich externer Bedingungen (also Parameter, die die Dynamik des betrachteten Systems bestimmen, aber nicht selbst durch diese beeinflusst werden) koexistieren. In der ökologischen Literatur ist das Konzept koexistierender Attraktoren fest etabliert und das Phänomen wurde in den vergangenen Jahrzehnten intensiv untersucht [127, 128, 129]. Es wurde in so unterschiedlichen Ökosystemen wie Weideland [130], der Vegetation in flachen Seen [131], ariden Ökosystemen [132], Mückenpopulationen [133] und Hefekulturen [134] gefunden. Das Phänomen ist auch experimentell zugänglich: In einem vor wenigen Jahren durchgeführten Freilandversuch konnten Persson et al. durch temporäres Reduzieren der Beutepopulation die Populationsstruktur einer räuberischen Fischpopulation dauerhaft ändern [135].

In theoretischen Studien zu alternativen stabilen Zuständen von Populationen werden in der Regel nur kleine Artengemeinschaften aus zwei oder drei interagierenden Spezies untersucht. Diese Arbeiten können grob in Ansätze mit konventioneller Populationsdynamik, die Populationen entweder durch ihre numerische Größe oder ihre Gesamtbiomasse beschreiben, und in Ansätze, die die interne Struktur von Spezies bezüglich Alter oder Körpergröße berücksichtigen, unterteilt werden. Für den ersten Fall wurde gezeigt, dass alternative stabile Fixpunkte der Populationsdynamik nur dann auftreten können, wenn der Top-Prädator (die Jägerpopulation an der Spitze der Nahrungskette, die selbst von keiner Spezies gejagt wird) sich selbst reguliert, beispielsweise durch Konkurrenz um Nistplätze oder um sichere Ruheplätze [91]. Diese Einschränkung gilt jedoch nicht, wenn stabile Grenzzyklen berücksichtigt werden [136, 137]. Untersuchungen strukturierter Populationen haben demgegenüber eine größere Bandbreite an Mechanismen aufgezeigt, die zur Koexistenz von Attraktoren führen können. Dazu gehören unter anderem Kannibalismus [84, 92] und stadienabhängiges Jagdverhalten

[85, 93]. Konkurrenz um eine Nahrungsressource kann ebenfalls eine Rolle spielen, wie de Roos und Persson in einem Räuber-Beute-System mit physiologisch strukturierter Räuberpopulation und zwei koexistierenden periodischen Attraktoren gezeigt haben [138].

Das im vorangegangenen Kapitel vorgestellte stadienstrukturierte Biomassenmodell wurde von de Roos et al. verwendet, um die Dynamik einer stadienstrukturierten Population zu untersuchen, in der sich die Individuen beider Stadien eine Beutespezies als Ressource teilen [139]. Durch Variieren der intraspezifischen Konkurrenzfähigkeit der Stadien wird in der Arbeit gezeigt, dass die Gesamtgröße einer stadienstrukturierten Population entweder durch Reproduktion oder durch Reifung reguliert wird. Zusätzlich zeigen die Autoren, dass ein Anstieg der Mortalität zu einer Erhöhung der Biomasse im kontrollierten (weniger abundanten) Stadium führen kann. Der reproduktions- und der reifungsregulierte Populationszustand stellen in der Arbeit jedoch keine alternativen dynamischen Zustände dar, da sie bei unterschiedlichen Parameterwerten auftreten. Vielmehr wird in der genannten Arbeit sogar explizit darauf hingewiesen, dass alternative stabile Zustände in dieser Art von Räuber-Beute-System nicht auftreten.

In diesem Kapitel wird der gleiche Modellierungsansatz gewählt wie in [139], um die Dynamik einer stadienstrukturierten Prädatorpopulation zu untersuchen, deren Stadien unterschiedliche Beutespezies haben. Das kann als Modell für eine Spezies mit habitatseparierten Stadien wie z. B. Amphibien oder Insekten mit vollständiger Metamorphose verstanden werden. Es werden keine a-priori Annahmen darüber gemacht, welches der beiden Stadien konkurrenzstärker ist oder welches Stadium die Population durch eine dichteabhängige Biomassenproduktionsrate kontrolliert. Es wird lediglich gefordert, dass die Netto-Biomassenproduktionsraten beider Stadien bei hohen Biomassendichten der Stadien überkompensierend sind. Das bedeutet, dass eine Abnahme der Biomassendichte zu einer Erhöhung der Netto-Produktionsrate des Stadiums führt. Dieses auf den ersten Blick unintuitive Verhalten tritt beispielsweise auf, wenn die Konsumrate durch eine mit der Prädatordichte abnehmende funktionelle Antwort wie dem Beddington-De Angelis-Typ (Gleichung (2.10)) beschrieben wird.

Unter diesen Vorgaben treten, anders als in dem von de Roos et al. untersuchten System [139], alternative stabile Zustände auf. Der Hauptteil dieses Kapitels befasst sich daher mit der Untersuchung des zugänglichen Parameterraums sowie mit der systematischen Analyse der auftretenden Bifurkationen des zugrundeliegenden dynamischen Systems, um zu klären, unter welchen Umständen koexistierende Attraktoren auftreten. Dabei wird in einigen Situationen Hysterese zwischen den alternativen Zuständen gefunden, während in anderen Fällen Übergänge zwischen den Zuständen durch eine kontinuierliche Variation des Bifurkationsparameters nur in einer Richtung möglich sind.

Ontogenetische Habitatwechsel, wie sie in diesem Modell angenommen werden, sind ein weit verbreitetes Phänomen, das auch unter Organismen ohne Metamorphose auftritt [83]. Obwohl es bereits seit den 1950er Jahren bekannt ist, dass stadienselektive Variation von Umweltparametern komplexe Auswirkungen auf die Dynamik und die Zusammensetzung einer strukturierten Population haben kann [140], wurde eine umfassende theoretische Beschreibung erst kürzlich in Angriff genommen. Schreiber und Rudolf haben ein Modell mit einem sehr ähnlichen Ansatz wie dem hier disku-

tierten untersucht, allerdings benutzen sie vereinfachte Bewegungsgleichungen, die z. B. das Wachstum von juvenilen Individuen durch Nahrungsaufnahme vernachlässigen [82]. In einer anderen, ebenfalls sehr aktuellen Studie untersuchen McCoy et al. die Ausbreitung einer Räuberpopulation mit habitatseparierten Stadien in einem räumlich expliziten Modell [141].

In stadienstrukturierten Biomassenmodellen wird die zeitliche Verzögerung zwischen der Geburt von Individuen und ihrer Reifung partiell aufgehoben. Ein Anstieg in der Geburtenrate hat einen instantanen Effekt auf die Reifungsrate und somit auf das adulte Stadium. Um die Auswirkungen dieser Vereinfachung zu analysieren, werden zusätzliche Untersuchungen durchgeführt, bei denen die Modellgleichungen so erweitert werden, dass sie mehrere juvenile Stadien beschreiben. Es zeigt sich, dass dies zu einer Regulationsverzögerung in der Populationsdynamik führt, die einen ihrer Fixpunkte destabilisiert [142].

3.2 Stadienstrukturiertes Räuber-Beute-Modell

Die Dynamik einer stadienstrukturierten Prädatorspezies soll in Abhängigkeit von der Mortalität der Stadien und deren Ressourcenverfügbarkeit untersucht werden. Die beiden Stadien haben unterschiedliche Ressourcen, so dass juvenile und adulte Individuen nicht in direkter Konkurrenz um Nahrung stehen und auch nicht miteinander interferieren (d. h. ihre Konsumraten verringern).

Die Dynamik der Räuberstadien mit den Biomassen J und A sowie der Biomassen der Ressourcen der beiden Stadien, R_J und R_A , ist durch folgendes 4-dimensionales Gleichungssystem gegeben:

$$\begin{aligned}\frac{dR_J}{dt} &= G_J(R_J) - g_J(R_J)J \\ \frac{dR_A}{dt} &= G_A(R_A) - g_A(R_A)A \\ \frac{dJ}{dt} &= v_A^+(R_A)A + v_J(R_J)J - \gamma^+(v_J(R_J))J - \mu_J J \\ \frac{dA}{dt} &= \gamma^+(v_J(R_J))J + v_A^-(R_A)A - \mu_A A.\end{aligned}\tag{3.1}$$

G_s , mit $s \in \{J, A\}$, gibt die Wachstumsrate der Beutepopulationen an und g_s ist die Konsumrate (funktionelle Antwort) des entsprechenden Prädatorstadiums. Die Terme in den Gleichungen für die Prädatorstadien entsprechen den in Gleichung (2.20) eingeführten Größen: $v_s = \lambda g_s - \alpha$ ist die Netto-Biomassenproduktionsrate (mit der Assimilationseffizienz λ und der für beide Stadien identischen Respirationsrate α) und $\gamma(v_J(R_J))$ ist die Reifungsrate der Juvenilen (siehe Gleichung (2.21)). Die Mortalitätsrate μ_s kann für die beiden Jägerstadien unterschiedliche Werte annehmen. Für die Wachstumsrate der Ressourcen wird Chemostat-Dynamik mit einer konstanten Zuwachsrate Z_s und einer Verlustrate $V_s R_s$, die proportional zur Abundanz der Ressource ist, angenommen.

Des Weiteren wird davon ausgegangen, dass die Beute nur spärlich vorhanden ist und die Konsumrate der Räuber durch eine lineare funktionelle Antwort (Lotka-Volterra-Typ, Gleichung (2.5)) hinreichend gut beschrieben wird.

Mit diesen Annahmen ist die Dynamik der Ressourcenbiomassen durch

$$\frac{dR_s}{dt} = Z_s - V_s R_s - a_s R_s B_s \quad (3.2)$$

gegeben. B_s stellt hier die Biomassendichte des entsprechenden Prädatorstadiums dar (d. h. $B_J \equiv J$ und $B_A \equiv A$). Wenn man annimmt, dass die intrinsische Dynamik der Ressourcen auf einer schnelleren Zeitskala abläuft als die der Prädatoren, folgen die Biomassen der Ressourcen quasi-stationären Zuständen R_s^* , die von der Biomasse des jeweiligen Prädatorstadiums abhängen:

$$R_s^*(B_s) = \frac{Z_s}{V_s + a_s B_s}. \quad (3.3)$$

Mit diesem Ausdruck kann die Konsumrate der Räuberstadien in einer Form geschrieben werden, die die Ressourcenbiomasse R_s nicht mehr explizit enthält:

$$g_s = a_s R_s^* = a_s \frac{Z_s}{V_s + a_s B_s}. \quad (3.4)$$

Durch die Annahme quasistationärer Ressourcenbiomassen reduziert sich die Dimension des dynamischen Systems (3.1) auf 2, wodurch sich die Analyse des Systems erheblich vereinfacht:

$$\begin{aligned} \frac{dJ}{dt} &= v_A^+(A)A + v_J(J)J - \gamma^+(v_J(J))J - \mu_J J \\ \frac{dA}{dt} &= \gamma^+(v_J(J))J + v_A^-(A)A - \mu_A A. \end{aligned} \quad (3.5)$$

Durch Entdimensionalisierung der dynamischen Gleichungen lassen sich einige Parameter zusammenfassen, was die anschließende Analyse des Modells ebenfalls vereinfacht. Dies wird parallel anhand der Netto-Biomassenproduktionsraten der beiden Stadien,

$$\begin{aligned} v_J(J) &= \lambda a_J \frac{Z_J}{V_J + a_J J} - \alpha \quad \text{und} \\ v_A(A) &= \lambda a_A \frac{Z_A}{V_A + a_A A} - \alpha \end{aligned} \quad (3.6)$$

durchgeführt. Durch Erweiterung der Konsumraten mit $1/V_J$ bzw. $1/V_A$ ergibt sich

$$\begin{aligned} v_J(J) &= \frac{\lambda a_J}{V_J} \frac{Z_J}{1 + \frac{a_J}{V_J} J} - \alpha \quad \text{und} \\ v_A(A) &= \frac{\lambda a_A}{V_A} \frac{Z_A}{1 + \frac{a_A}{V_A} A} - \alpha. \end{aligned} \quad (3.7)$$

Die dimensionslose Größe a_s/V_s ist der relative Einfluss des Prädatorstadiums s auf die Beute bezogen auf die Verlustrate der Beute. Durch Umskalierung der Biomassendichten, $a_J J/V_J = \tilde{J}$ und $a_J A/V_J = \tilde{A}$, und anschließender Umbenennung der Variablen, $\tilde{J} \rightarrow J$ und $\tilde{A} \rightarrow A$, erhält man

$$\begin{aligned} v_J(J) &= \frac{\lambda a_J}{V_J} \frac{Z_J}{1+J} - \alpha \quad \text{und} \\ v_A(A) &= \frac{\lambda a_A}{V_A} \frac{Z_A}{1 + \frac{a_A V_J}{V_A a_J} A} - \alpha. \end{aligned} \quad (3.8)$$

$\frac{a_A V_J}{V_A a_J}$ ist der relative Einfluss des adulten Stadiums auf seine Beute (kurz: der relative adulte Fraßdruck) bezogen auf den relativen Einfluss des juvenilen Stadiums auf dessen Ressource. Die Größe ist wiederum dimensionslos und wird im folgenden mit β abgekürzt. Zuletzt wird durch eine geeignete Wahl der Einheit der Zeit festgelegt, dass die massenspezifische Respirationsrate identisch 1 ist, wodurch auch die Mortalitätsraten reskaliert werden. Mit den Abkürzungen $\rho_J = \lambda a_J Z_J / \alpha V_J$ und $\rho_A = \lambda a_A Z_A / \alpha V_A$ vereinfachen sich die Netto-Biomassenproduktionsraten der beiden Prädatorenstadien zu

$$\begin{aligned} v_J(J) &= \frac{\rho_J}{1+J} - 1 \quad \text{und} \\ v_A(A) &= \frac{\rho_A}{1+\beta A} - 1. \end{aligned} \quad (3.9)$$

Das Modell enthält nun nur noch sechs Parameter: Die stadienspezifischen Mortalitätsraten μ_J und μ_A ; die Parameter ρ_J und ρ_A , die für $J, A \rightarrow 0$ die realisierte Nahrungsassimilationsrate pro Biomasseneinheit beschreiben und damit ein Maß für die effektive Verfügbarkeit der Ressourcen darstellen; den relativen Einfluss des adulten Stadiums auf seine Beutepopulation, β ; sowie das Größenverhältnis der juvenilen Individuen bei Geburt und bei Reifung zu Adulten, z . Dieser Parameter geht in die Reifungsrate $\gamma(v_J(J))$ ein (siehe Gleichung (2.21)) und wird nicht variiert, da er eine charakteristische Eigenschaft der betrachteten Spezies ist und nicht von Umweltbedingungen abhängig sein sollte. De Roos et al. [81] folgend wird er auf den Wert $z = 10^{-2}$ gesetzt. Die Standardwerte der übrigen Parameter sind $\mu_J = \mu_A = 0,1$, $\rho_J = \rho_A = 2$ und $\beta = 1$.

Die Annahme einer linearen funktionellen Antwort ist nur dann eine gute Approximation, wenn die realisierte Nahrungsaufnahmerate deutlich unter ihrem hypothetischen Maximum liegt. Dies erzeugt eine obere Schranke für das Intervall, über das ρ_J und ρ_A variiert werden können: Da die maximale Nahrungsaufnahmerate ungefähr eine Größenordnung größer ist als die Respirationsrate [81], die hier auf den Wert 1 festgelegt wurde, sollte für die beiden Parameter $\rho_s \lesssim 5$ gelten.

Die Konsumraten pro Biomasseneinheit in Gleichung (3.9) fallen monoton mit der Biomasse des entsprechenden Stadiums. Da die Erhaltungskosten pro Biomasseneinheit (die Respirationsraten) jedoch konstant sind, führt dies zu negativen Netto-Biomassenproduktionsraten, wenn die Biomassen der Stadien zu hoch sind. Sinken

die Biomassen, steigen die totalen Biomassenproduktionsraten der Stadien wieder an; die Gesamtbiomassenproduktionsraten der Stadien reagieren bei hohen Biomassendichten der Stadien also überkompensierend ($\frac{\partial(v_s B_s)}{\partial B_s} < 0$). Kleine Biomassendichten sind dagegen positiv an die totalen Biomassenproduktionsraten der Stadien gekoppelt (also $\frac{\partial(v_s B_s)}{\partial B_s} > 0$).

3.3 Stationäre Zustände der Populationsdynamik

Zur Charakterisierung des dynamischen Verhaltens der stadienstrukturierten Population werden in diesem Kapitel die Eigenschaften der Fixpunkte des dynamischen Systems (3.5) sowie die auftretenden Bifurkationen untersucht. Da für einen positiven Fixpunkt (J^*, A^*) die Netto-Biomassenproduktionsraten beider Stadien positiv sein müssen, erfüllen J^* und A^*

$$\begin{aligned} 0 &= v_A(A^*)A^* + v_J(J^*)J^* - \gamma(v_J(J^*))J^* - \mu_J J^* \\ 0 &= \gamma(v_J(J^*))J^* - \mu_A A^*. \end{aligned} \tag{3.10}$$

Aufgrund der nicht-algebraischen Form von $\gamma(v_J(J))$ können keine analytischen Ausdrücke für die stationären Werte der Biomassen des juvenilen und des adulten Stadiums angegeben werden. Die Lösungen von Gleichung (3.10) werden daher numerisch bestimmt. Die lineare Stabilität der gefundenen Fixpunkte wird anschließend über die Eigenwerte der Jacobimatrix des Systems (3.10) an den Fixpunkten ermittelt. Zusätzlich werden die Bewegungsgleichungen (3.5) ausgehend von verschiedenen Anfangswerten (J_0, A_0) numerisch integriert, um etwaige stabile periodische Lösungen zu finden. In dem in diesem Abschnitt diskutierten Modell treten jedoch im untersuchten Parameterraum keine Grenzyklen auf. Das dynamische Verhalten des Systems wird für variierende stadienspezifische Mortalitätsraten μ_J und μ_A , für unterschiedliche Werte der Ressourcenverfügbarkeiten ρ_J und ρ_A , und für verschiedene Werte des relativen adulten Fraßdrucks β untersucht.

3.3.1 Variation der Mortalitätsraten bei gleicher Ressourcenverfügbarkeit der Stadien

Zunächst werden die Populationsdynamik und ihre Fixpunkte als Funktion der stadienunabhängigen Mortalitätsrate μ untersucht, also $\mu_J = \mu_A$. Der auffälligste Unterschied zu den Ergebnissen, die in [139] für das Modell mit gemeinsamer Ressource für beide Räuberstadien diskutiert werden, ist das Auftreten alternativer stabiler Zustände über einen weiten Bereich plausibler Parameterwerte (Abbildung 3.1a). Für $\mu < 0,1290$ hat das System zwei stabile Fixpunkte (Markierungen 1 und 3 in Abbildung 3.1a) und einen Sattel (Markierung 2). Fixpunkt 3 ist über den gesamten dargestellten Parameterbereich eine stabile Spirale, d. h. dass juvenile und adulte Population bei Annäherung

an diesen Fixpunkt gedämpfte Schwingungen ausführen. Fixpunkt 1 ist ebenfalls über nahezu den gesamten Parameterbereich, in dem er existiert, eine stabile Spirale und wird erst kurz bevor er mit Fixpunkt 2 in einer Sattel-Knoten-Bifurkation verschmilzt, zu einem stabilen Knoten.

Um die Situation in der Nähe dieser Bifurkation genauer betrachten zu können, sind in den Abbildungen 3.1c und 3.1d zwei Isoklinendiagramme dargestellt. An den Schnittpunkten der zwei Isoklinen hat das System Fixpunkte. Im Gegensatz zu den Fixpunkten können die Isoklinen analytisch bestimmt werden, womit die beiden Abbildungen bestätigen, dass die numerisch gefundenen Fixpunkte in Abbildung 3.1a die einzigen positiven Fixpunkte des Systems sind. In den Isoklinendiagrammen kann deutlicher gesehen werden, dass zwei Fixpunkte (1 und 2) mit nahezu identischer adulter Biomasse aber unterschiedlicher juveniler Biomasse existieren. Für die hier gewählten Parameter besteht die Isokline für das juvenile Stadium (die $\frac{dJ}{dt} = 0$ erfüllt) aus zwei Ästen. Wenn die stadienunabhängige Mortalität μ erhöht wird, sinkt das Maximum der adulten Isokline (die durch $\frac{dA}{dt} = 0$ gegeben ist) und unterschreitet schließlich den oberen Ast der juvenilen Isokline (Abbildung 3.1d). Der Sattel 2 und die Spirale bzw. der Knoten 1 nähern sich einander an und verschmelzen in einer Sattel-Knoten-Bifurkation, wenn das Maximum der adulten Isokline genau auf der juvenilen Isokline liegt. Eine weitere Erhöhung von μ ändert das Isoklinendiagramm nicht qualitativ, es treten daher keine weiteren Bifurkationen auf.

Die zwei alternativen stabilen Zustände entsprechen klar voneinander abgrenzbaren Populationszuständen. An Fixpunkt 1 ist die Population durch die Adulten dominiert und die Juvenilen machen nur einen kleinen Anteil der Gesamtbiomasse der Population aus. Die Biomassendichte der adulten Ressource ist daher sehr gering (Gleichung (3.3)), wodurch die Biomassenproduktionsrate der Adulten, also die Geburtenrate, ebenfalls klein ist. Die wenigen Juvenilen, die erzeugt werden, haben dagegen eine sehr abundante Ressource und wachsen und reifen entsprechend sehr schnell. Die Populationsgröße ist damit durch die geringe Reproduktionsrate begrenzt, weshalb dieser Zustand, der in [139] eingeführten Nomenklatur folgend, als reproduktionsreguliert bezeichnet wird.

An Fixpunkt 3 ist die Situation umgekehrt: Die Population ist durch Juvenile dominiert und Adulte sind nur in geringer Zahl vertreten. Dementsprechend wachsen die Juvenilen nur langsam und die Reifungsrate (der Übergang ins adulte Stadium) ist klein. In dieser Situation ist die Reifung der die Populationsdynamik insgesamt regulierende Prozess. In [139] ist entsprechend der reifungsregulierte Zustand der einzige stabile Populationszustand, wenn die Adulten den Juvenilen in der Konkurrenz um die gemeinsame Ressource überlegen sind.

Das Stabilitätsdiagramm in Abbildung 3.1b zeigt die Lage aller Bifurkationen in der (μ_J, μ_A) -Ebene für $\rho_J = \rho_A = 2$ und $\beta = 1$. Der Parameterbereich, in dem zwei stabile Fixpunkte koexistieren, ist durch die Sattel-Knoten-Bifurkationslinien A und B begrenzt. Im Bereich rechts von Linie B ist nur noch der reifungsregulierte Zustand ein Fixpunkt der Populationsdynamik. Bei höhere Werten von μ_J und μ_A werden die Biomassen beider Stadien immer kleiner, bis die Population schließlich an der Linie C ausstirbt. Die Sattel-Knoten-Bifurkation in Abbildung 3.1a entspricht Linie B. Ein Wert von μ , der

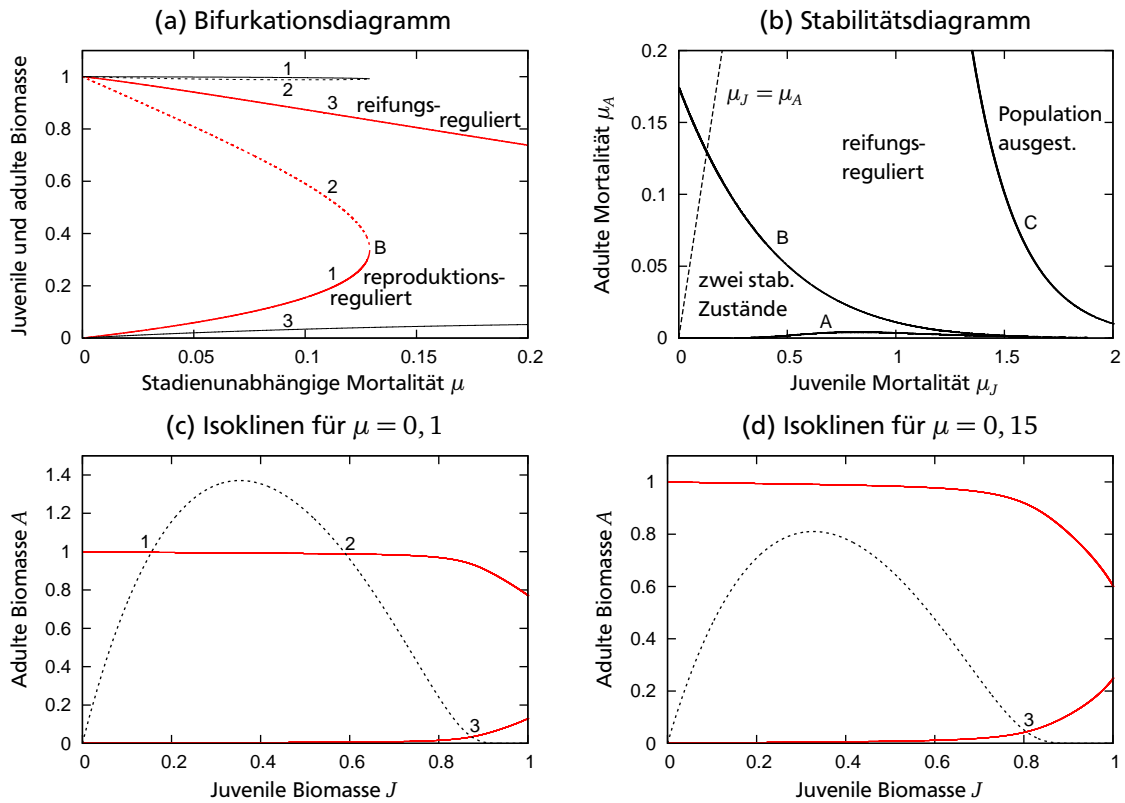


Abbildung 3.1: (a): Stationäre Zustände der juvenilen (rote Linien) und der adulten (schwarze Linien) Biomasse als Funktion der stadienunabhängigen Mortalität μ . Durchgezogene Linien: lokal stabile Zustände, gestrichelte Linien: instabile Zustände. (b): Stabilitätsdiagramm. An den Linien A und B treten Sattel-Knoten-Bifurkationen auf, Linie C ist die Aussterbegrenze. Die gestrichelte Linie zeigt den Anstieg von μ wie in (a) an, d. h. $\mu_J = \mu_A$. (c) and (d): Isoklinen des dynamischen Systems für $\mu = 0, 1$ (c) und für $\mu = 0, 15$ (d). Rote, durchgezogene Linien: juvenile Isokline ($dJ/dt = 0$); schwarze, gestrichelte Linien: adulte Isokline ($dA/dt = 0$). Fixpunkte sind an den Schnittpunkten der Isoklinen. Die Markierungen der Fixpunkte entsprechen denen der Fixpunktlinien in (a). Parameterwerte: $\rho_J = \rho_A = 2$, $\beta = 1$.

ungefähr eine Größenordnung kleiner ist als die Respirationsrate, wird generell als realistische untere Schranke für die Mortalitätsrate angesehen [139]. Da der Wert von μ_A auf der Bifurkationslinie A kleiner als 0,01 und damit mehr als 100 mal kleiner als die Respirationsrate ist, kann Linie A hier als irrelevant angesehen werden. Dies zeigt, dass eine unabhängige Variation der Mortalitätsraten beider Stadien nicht zu qualitativ anderen Ergebnissen führen würde. Alle realistischen Pfade, entlang denen die Mortalitätsraten variiert werden können, führen zu maximal einer Bifurkation (und zu keiner, wenn μ_A immer größer als 0,175 ist). Das bedeutet, dass das Szenario in Abbildung 3.1a generisch ist, wenn die beiden Populationsstadien Zugang zu Ressourcen mit vergleichbarer Produktivität haben.

Die Population hat auch für sehr hohe Werte der adulten Mortalitätsrate einen positiven stabilen Fixpunkt (in Abbildung 3.1 nicht dargestellt). Für $\mu_J = 0,2$ liegt die Aussterbegrenze C z. B. bei $\mu_A \approx 40$. Ein derart extremer Wert der Mortalitätsrate lässt sich nur erklären, wenn das adulte Stadium unter starkem Prädationsdruck einer anderen Jägerspezies steht. Obwohl das adulte Stadium bei diesen hohen Mortalitätsraten netto mehr Biomasse verliert als produziert ($v_A < \mu_A$) und die totale Reproduktionsrate sehr klein ist, ist die Population weiterhin durch das juvenile Stadium dominiert. Dies scheint im Widerspruch zu den Ergebnissen in [139] zu stehen. Dort wird ein stationärer Populationszustand, für den $v_A A^* < \gamma(v_J(J^*))J^* = \mu_A A^*$ gilt, als reproduktionsreguliert klassifiziert und es wird erwartet, dass die adulte Biomasse größer ist als die juvenile. In der hier vorliegenden Situation scheint diese Bezeichnung allerdings nicht angemessen zu sein, da die Pro-Kopf-Reproduktionsrate nahe an ihrem Maximum ist. Nur die extrem hohe adulte Mortalitätsrate verhindert, dass die adulte Biomasse zunimmt und begrenzt dadurch die Gesamtproduktionsrate. Eine geeignetere Klassifizierung für eine Population in dieser Situation wäre daher mortalitäts- oder ausbeutungsreguliert.

3.3.2 Variation der Mortalitätsraten bei unterschiedlicher Ressourcenverfügbarkeit der Stadien

Wenn die Ressourcen der beiden Stadien mit unterschiedlichen Raten in die jeweiligen Habitate eingetragen werden (was äquivalent zu unterschiedlichen Jagdeffizienzen der Stadien ist), kann das Bifurkationsdiagramm komplizierter werden. Im Fall gleicher Ressourcenverfügbarkeiten ist der reifungsregulierte Zustand immer stabil und er ist der einzige stabile Zustand bei hohen Mortalitätsraten. Eine Population in diesem Zustand ist durch viele, aber langsam wachsende Juvenile gekennzeichnet. Die juvenile Biomasse ist groß und ihre Beute entsprechend knapp, was zu einer geringen Netto-Biomassenproduktion dieses Stadiums führt. Es ist daher zu erwarten, dass der reifungsregulierte Zustand destabilisiert werden kann, wenn die Juvenilen einen Vorteil gegenüber den Adulten erhalten. Dies kann z. B. durch Verringern von ρ_A relativ zu ρ_J erreicht werden (Abbildung 3.2a). Für $\rho_J = 2$ und $\rho_A = 1,33$ existiert der reifungsregulierte Zustand (Fixpunkt 3) zwischen $\mu \approx 0,16$ und $\mu \approx 0,28$ nicht als Fixpunkt der Populationsdynamik. Diese Lücke entsteht, wenn sich das rechte Ende der juvenilen Isokline zu kleineren Werten von J zurückzieht und dadurch die fallende Flanke der

adulten Isokline nicht mehr schneidet. Dabei werden die Fixpunkte 2 und 3 zerstört (Abbildungen 3.3a und 3.3b). Die Situation, in der das rechte Ende der juvenilen Isokline genau auf der adulten Isokline liegt entspricht der Bifurkation A in Abbildung 3.2b. Die beiden Fixpunkte entstehen in einem kleinen Parameterbereich erneut, wenn die juvenile Isokline die adulte Isokline wieder schneidet. Gleichzeitig sinkt das Maximum der adulten Isokline. Bei $\mu \approx 0,3$ unterschreitet es die obere Flanke der juvenilen Isokline, wodurch die Fixpunkte 1 und 2 verschmelzen und damit verschwinden (Abbildung 3.3c und Bifurkation B in Abbildung 3.2b). Für große Werte der stadienunabhängigen Mortalität existiert wieder nur der reifungsregulierte Zustand.

Das Stabilitätsdiagramm für $\rho_J = 2$, $\rho_A = 1,33$ und $\beta = 1$ ist in Abbildung 3.2b dargestellt. Die Linien A und B geben wieder die Lage von Sattel-Knoten-Bifurkationen an und C bezeichnet wieder die Grenze, an der die Population ausstirbt. Rechts von Linie A ist nur der reproduktionsregulierte Zustand stabil, während rechts von Linie B nur der reifungsregulierte Zustand stabil ist. Die Bifurkationslinien treffen sich bei $\mu_J \approx 0,33$, $\mu_A \approx 0,28$ in einer Spitzen-Bifurkation (*cusp bifurcation*) genannten Kodimension-2-Bifurkation¹ [143]. In ihrer Umgebung ist ein kontinuierlicher Übergang zwischen dem reproduktionsregulierten und dem reifungsregulierten Populationszustand möglich.

Aus diesem Stabilitätsdiagramm können alternative Bifurkationsszenarien qualitativ abgeleitet werden. Hält man die juvenile Mortalität z. B. konstant bei $\mu_J = 0,2$ und erhöht die adulte Mortalität, ergibt sich eine typische Hysteresekurve zweier alternativer Zustände: Bei kleinen Werten von μ_A ist die Population reproduktionsreguliert. Bei $\mu_A \approx 0,22$ wird die Bifurkationslinie A überschritten und der reifungsregulierte Zustand wird stabil, die Population bleibt jedoch zunächst im reproduktionsregulierten Zustand. Erst bei $\mu_A \approx 0,35$ verschwindet dieser in einer weiteren Sattel-Knoten-Bifurkation, was einen katastrophalen Übergang² in den reifungsregulierten Zustand bewirkt. Ein Übergang zurück in den reproduktionsregulierten Zustand ist nur dann möglich, wenn μ_A wieder unter 0,22 gesenkt wird.

Eine umgekehrte Situation, in der die Juvenilen über weniger Ressourcen verfügen als die Adulten, ρ_J also relativ zu ρ_A verringert ist, verändert das Bifurkationsdiagramm nicht qualitativ verglichen mit dem Fall $\rho_J = \rho_A$. Kleinere Werte von ρ_J stabilisieren lediglich den reifungsregulierten Zustand und verringern den Parameterbereich, in dem Bistabilität auftritt.

3.3.3 Variation der Ressourcenverfügbarkeit und des relativen adulten Fraßdrucks

Um die Erkundung des Parameterraums zu vervollständigen, werden in diesem Abschnitt der Einfluss unabhängig voneinander variierender Ressourcenverfügbarkeiten ρ_J und ρ_A bei konstanten Mortalitätsraten sowie der Einfluss des relativen adulten Fraßdrucks β untersucht.

¹ Die Kodimension einer Bifurkation gibt die Anzahl unabhängiger Bedingungen (Parameter) an, die zu ihrer Festlegung benötigt werden.

² Der Ausdruck geht auf die mathematische Katastrophentheorie zurück, die sich mit unstetigen Veränderungen in dynamischen Systemen beschäftigt.

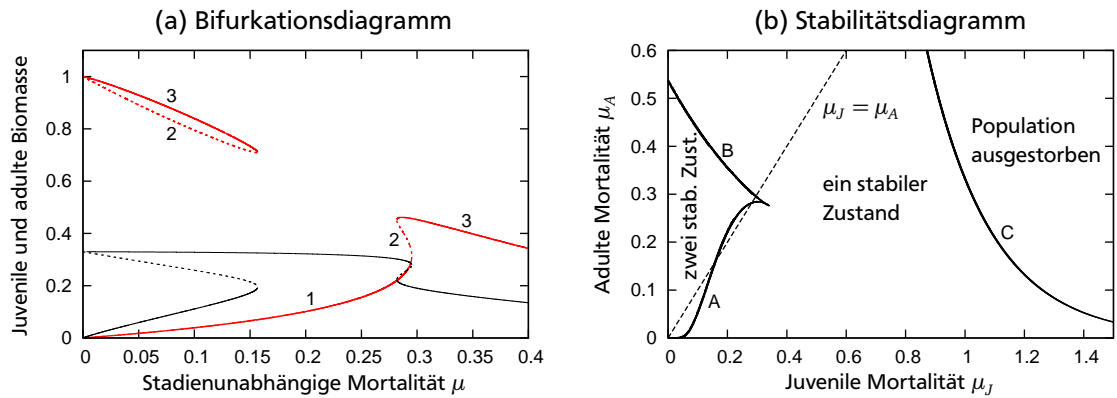


Abbildung 3.2: (a): Stationäre Zustände der juvenilen (rote Linien) und der adulten (schwarze Linien) Biomasse als Funktion der stadienunabhängigen Mortalität μ . Durchgezogene Linien: lokal stabile Zustände, gestrichelte Linien: instabile Zustände. (b): Stabilitätsdiagramm. An den Linien A und B treten Sattel-Knoten-Bifurkationen auf, Linie C ist die Aussterbegrenze. Die gestrichelte Linie zeigt den Anstieg von μ wie in (a) an. Parameter: $\rho_J = 2$, $\rho_A = 1,33$, $\beta = 1$.

In Abbildung 3.4a ist das Stabilitätsdiagramm für die (ρ_J, ρ_A) -Ebene dargestellt. Links bzw. unterhalb der Linie C ist die Population nicht überlebensfähig, da die Juvenilen oder die Adulten (oder beide Stadien) nicht genug Nahrung haben, um ihre Energieverluste durch die Respirationsrate auszugleichen. In dem Bereich zwischen den beiden Sattel-Knoten-Bifurkationslinien A und B sind sowohl der reproduktionsregulierte als auch der reifungsregulierte Populationszustand stabil. Wenn die adulte Ressourcenverfügbarkeit ρ_A groß ist im Vergleich zu ρ_J (der Bereich zwischen den Linien B und C), ist die Population durch die Reifung der Juvenilen reguliert. Die Adulten haben ausreichend Nahrung, was zu einer hohen Reproduktionsrate führt, während die Juvenilen nur langsam wachsen und reifen, da sie um knappe Ressourcen konkurrieren müssen. Umgekehrt haben die Adulten unterhalb von Linie A so wenig Nahrung, dass sie sich fast nicht mehr fortpflanzen. Die wenigen erzeugten Juvenilen finden dagegen sehr viel Nahrung und reifen entsprechend schnell zu Adulten heran, wodurch sie die Konkurrenz um Nahrung im adulten Stadium weiter vergrößern. Bei $\rho_J \approx 1,28$, $\rho_A \approx 1,1$ treffen sich die Bifurkationslinien A und B wieder in einer Spitzenbifurkation. Wie zuvor ist in der Nähe dieser Kodimension-2-Bifurkation ein kontinuierlicher Übergang zwischen reifungsreguliertem und reproduktionsreguliertem Zustand möglich.

Hysterese zwischen den beiden Populationszuständen kann z. B. auftreten, wenn eine Ressourcenverfügbarkeit konstant ist und die andere stark variiert. Je kleiner die konstante Ressourcenverfügbarkeit ist, desto wahrscheinlicher ist Hysterese zu beobachten, da der Bereich, über den der andere Parameter variiert werden muss, um beide Bifurkationslinien zu schneiden, ebenfalls kleiner wird.

Um den Einfluss des relativen adulten Fraßdrucks zu analysieren, wird die (μ, β) -Ebene betrachtet (Abbildung 3.4b). Die Variation von β hat im Wesentlichen den gegenteiligen Effekt wie die Änderung der adulten Ressourcenverfügbarkeit ρ_A . Je kleiner β

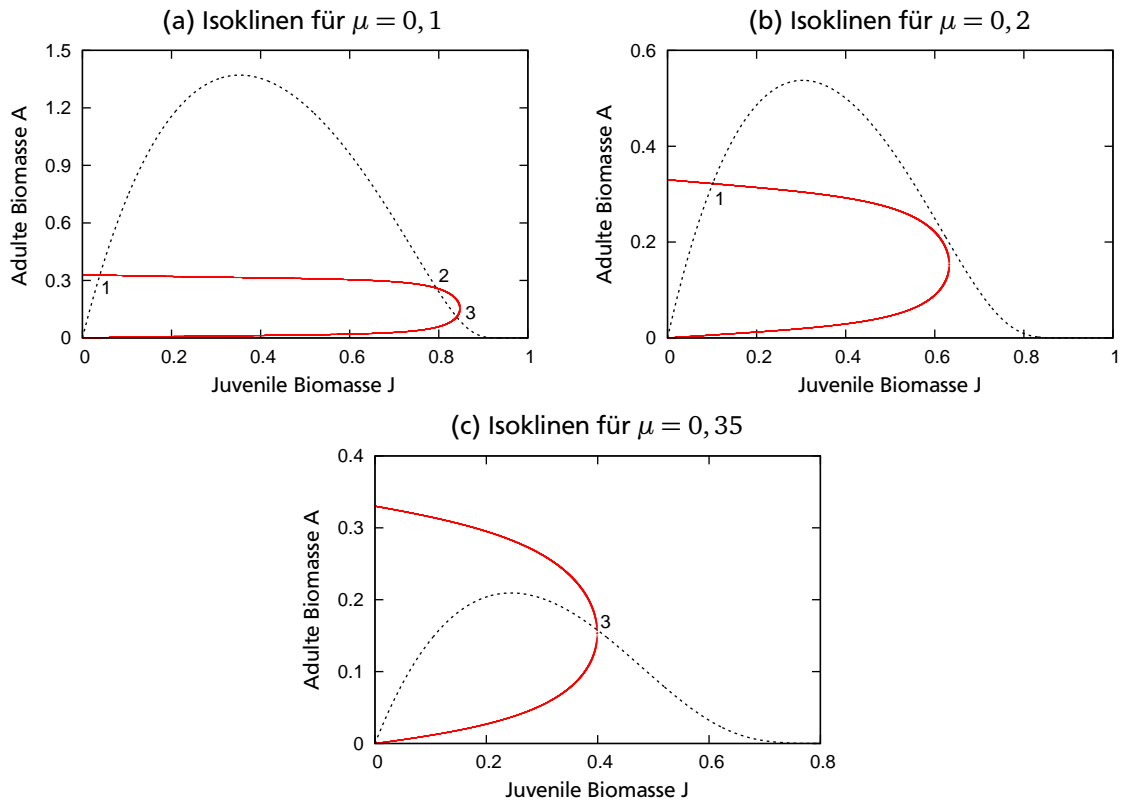


Abbildung 3.3: Isoklinen des dynamischen Systems für $\rho_J = 2$, $\rho_A = 1,33$ und $\mu = 0,1$ (a), $\mu = 0,2$ (b) und $\mu = 0,35$ (c). Rote, durchgezogene Linien: Juvenile Isokline ($dJ/dt = 0$); schwarze, gestrichelte Linie: adulte Isokline ($dA/dt = 0$). Fixpunkte sind an den Schnittpunkten der Isoklinen. Die Markierungen der Fixpunkte entsprechen denen in Abbildung 3.2a.

ist, d. h. je geringer der Einfluss des adulten Stadiums auf seine Ressource ist, desto kleiner ist der Parameterbereich der stadienunabhängigen Mortalität μ , in dem Reproduktion der limitierende Prozess ist. Für $\beta \rightarrow 0$ sind die Ressourcen der Adulten immer auf ihrem Maximalwert, unabhängig von der Biomasse der adulten Prädatoren, und die Population ist immer durch die Reifungsrate der Juvenilen reguliert. Ein großer Wert von β bedeutet auf der anderen Seite, dass die Adulten nur wenig Nahrung zur Verfügung haben und die Gesamtpopulation (für ausreichend großes μ) stets reproduktionsreguliert ist.

Der Parameterbereich auf der μ -Achse, für den Bistabilität auftritt, ist für $\beta \approx 5$ am größten, also dann, wenn der Effekt der Adulten auf ihre Beute fünfmal größer ist als der Effekt, den die Juvenilen auf ihre Beute haben. Diese Asymmetrie liegt an der inhärenten Asymmetrie zwischen den Juvenilen und Adulten in den Modellgleichungen. Während Adulte alle aufgenommene Nahrung, die sie nicht für ihre metabolischen Bedürfnisse benötigen, in Reproduktion investieren, müssen Juvenile nicht nur ihre Respirationrate ausgleichen, sondern benötigen darüber hinaus weitere Nahrung für ihr Körperwachstum, die entsprechend nicht unmittelbar für die Reifung zu adulten Individuen zur Verfügung steht.

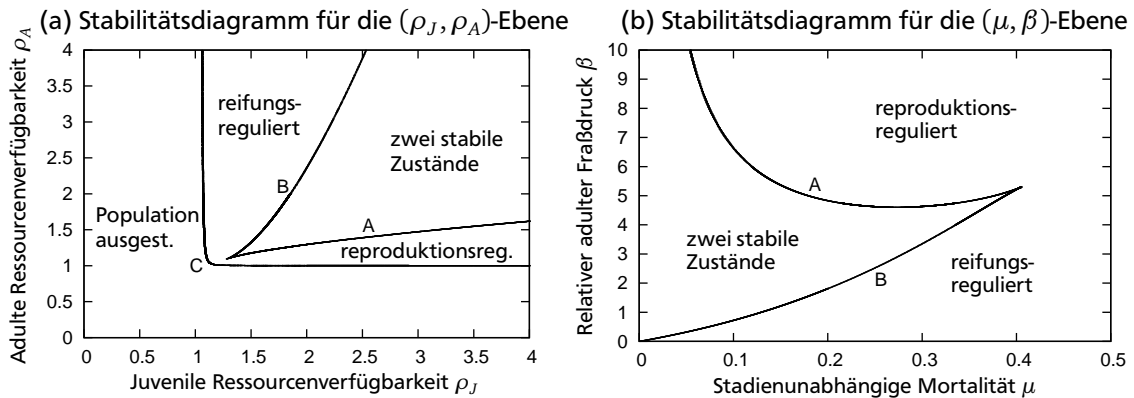


Abbildung 3.4: (a): Stabilitätsdiagramm der (ρ_J, ρ_A) -Ebene für $\mu_J = \mu_A = 0, 1$ und $\beta = 1$. (b): Stabilitätsdiagramm der (μ, β) -Ebene für $\rho_J = \rho_A = 2$. Die Bifurkationslinien A und B entsprechen denselben Sattel-Knoten-Bifurkationen wie in den Abbildungen 3.1b und 3.2b. Linie C ist wieder die Aussterbegrenze. In Diagramm (b) ist sie nicht dargestellt; dort ist sie eine vertikale Linie bei $\mu = 1$.

3.3.4 Mehrere juvenile Stadien

Ursprünglich wurde das stadienstrukturierte Modell für eine Population, die nur aus zwei Stadien besteht, entwickelt [81]. Es gibt jedoch keinen formalen Grund, die Anzahl der Stadien auf zwei zu beschränken. Mit einer größeren Zahl Stadien ließen sich beispielsweise das Wachstum der Individuen oder körpergrößenabhängiges Jagdverhalten genauer beschreiben. Diese Generalisierung des Modells wurde in [81] ebenfalls skizziert. An dieser Stelle soll nun untersucht werden, welche Auswirkungen eine

größere Zahl ontogenetischer Stadien auf die Populationsdynamik und gegebenenfalls auf ihr Potential, alternative stabile Zustände aufzuweisen, hat.

Das stadienstrukturierte Modell ist so formuliert, dass die Fixpunkte seiner Dynamik mit denen des physiologisch strukturierten Modells übereinstimmen, aus dem es entwickelt wurde. Da diese Bedingung weiterhin gelten soll, können in der mehrdimensionalen Verallgemeinerung des stadienstrukturierten Modells nur zusätzliche juvenile Stadien eingeführt werden. Mehr als ein adultes Stadium ist dagegen nicht vereinbar mit der Annahme, dass die Adulten nicht wachsen und sich lediglich fortpflanzen.

Die Erweiterung des Modells auf eine Population mit $N > 1$ juvenilen Stadien folgt denselben Argumenten wie für den Fall $N = 1$ (Kapitel 2). Dies führt auf ein $N + 1$ -dimensionales dynamisches System, das durch die folgenden Gleichungen gegeben ist:

$$\begin{aligned}\frac{dJ_1}{dt} &= v_A^+(A)A + v_J(J)J_1 - \gamma^+(v_J(J))J_1 - \mu_J J_1 \\ \frac{dJ_i}{dt} &= \gamma^+(v_J(J))J_{i-1} + v_J(J)J_i - \gamma^+(v_J(J))J_i - \mu_J J_i, \quad i = 2 \dots N \\ \frac{dA}{dt} &= \gamma^+(v_J(J))J_N + v_A^-(A)A - \mu_A A.\end{aligned}\tag{3.11}$$

$J = \sum_{i=1}^N J_i$ ist die Gesamtbiomasse der juvenilen Stadien. Die Reifungsfunktion $\gamma(v_J(J))$ kann jetzt als Übergangsrate von einem juvenilen Stadium zum nächsten verstanden werden. Sie ist weiterhin durch Gleichung (2.21) gegeben, allerdings muss der Parameter z durch

$$z' = z^{\frac{1}{N}}\tag{3.12}$$

ersetzt werden. Um diesen Faktor wachsen die Juvenilen in einem Stadium.

Um das Modell einfach zu halten und für alle Stadien die gleiche Reifungs- bzw. Übergangsfunktion $\gamma(v_J(J))$ zu erhalten, ist es notwendig, dass die Mortalitätsrate μ_J , das Größenverhältnis z' und die Netto-Biomassenproduktionsrate $v_J(J)$ in allen juvenilen Stadien identisch sind. Die Biomassenproduktionsrate ist dieselbe wie in Gleichung (3.9), was impliziert, dass alle Juvenilen, unabhängig von ihrem Stadium, dieselbe Ressource konsumieren und dasselbe Habitat teilen. Der quasi-stationäre Zustand der Ressource der Juvenilen ist daher durch die Gesamtbiomasse J der juvenilen Stadien gegeben. Mit diesen Annahmen stimmen die Fixpunkte des verallgemeinerten stadienstrukturierten Modells (3.11) mit denen des zweidimensionalen Modells (3.5) überein, und damit auch, wie gefordert, mit denen des zugrundeliegenden kontinuierlich-größenstrukturierten Modells.

In Abbildung 3.5 sind die dynamischen Attraktoren der Räuberpopulation für unterschiedliche Zahlen juveniler Stadien und für ansteigende stadienunabhängige Mortalität μ dargestellt. Zur besseren Übersichtlichkeit wird nur die juvenile Gesamtbiomasse gezeigt. Während die Lage der Fixpunkte unabhängig von der Zahl der juvenilen Stadien wie erwartet identisch mit ihren Werten in Abbildung 3.1a ist, hat sich ihre Stabilität zum Teil geändert. Der reifungsregulierte Zustand (Fixpunkt 3) ist weiterhin

stabil, aber der reproduktionsregulierte Fixpunkt (1) ist jetzt eine instabile Spirale (bis auf direkt vor der Sattel-Knoten-Bifurkation), die von einem stabilen Grenzzzyklus umgeben ist. Das entspricht Ergebnissen, die kurz in [81] diskutiert werden: Dort wurden ebenfalls Populationsoszillationen gefunden, wenn die Adulten eine geringere Netto-Biomassenproduktionsrate haben als die Juvenilen.

Für eine feste Anzahl juveniler Stadien wächst die Amplitude des Grenzzzyklus mit μ . Das führt schließlich dazu, dass das Maximum des Grenzzzyklus mit dem Sattel kollidiert, was zum Vernichten des Grenzzzyklus in einer homoklinen Bifurkation führt [144]. Bei dieser globalen Bifurkation divergiert die Periodendauer des Grenzzzyklus, wenn er sich dem Bifurkationspunkt annähert. Je mehr juvenile Stadien modelliert werden, desto steiler steigt die Amplitude mit μ an und desto kleiner ist der Parameterbereich, in dem der Grenzzzyklus existiert. Zusätzlich wird die juvenile Population mehr und mehr durch Individuen aus einer kleinen Anzahl Größenklassen (Stadien) dominiert. Bei ausreichend großem N fällt die Gesamtbiomasse der Juvenilen periodisch auf 0. Adulte Individuen sind dagegen ständig und mit großer Biomasse vorhanden. Reproduktion findet jedoch nur in kurzen Zeitintervallen statt, wenn die adulte Biomasse klein genug ist (und dementsprechend die Biomasse ihrer Ressource groß genug ist) um eine positive Netto-Biomassenproduktionsrate zu ermöglichen.

Für $N \rightarrow \infty$ konvergiert die Kurve der Maxima der juvenilen Biomasse gegen eine Grenzkurve. Diese Grenzkurve entspricht gerade der Linie der Biomassenmaxima, die in dem kontinuierlich-größenstrukturierten Modell gefunden wird, aus dem das stadienstrukturierte Modell abgeleitet wurde. Für die hier diskutierten Untersuchungen wurden die partiellen Differentialgleichungen, die das kontinuierliche Modell beschreiben, auf eine Form ohne explizite Behandlung der Ressourcen gebracht und mit der sogenannten Escalator-Boxcar-Train-Methode gelöst. Dieses numerische Verfahren wurde in [145] speziell für die Behandlung partieller Differentialgleichungen entwickelt, die typischerweise in Modellen mit kontinuierlich strukturierten Populationen auftreten.

Die Änderung der Stabilität des reproduktionsregulierten Zustandes kann qualitativ wie folgt verstanden werden: Der entsprechende Fixpunkt sei durch $(J_{\text{rep}}^*, A_{\text{rep}}^*)$ gegeben. A_{rep}^* ist in diesem Zustand so groß, dass die Netto-Biomassenproduktionsrate des adulten Stadiums überkompensierend ist, während J_{rep}^* so klein ist, dass die Biomasse positiv mit der totalen Wachstums- und der totalen Reifungsrate verbunden ist, d. h.

$$\left. \frac{\partial(v_A(A)A)}{\partial A} \right|_{A=A_{\text{rep}}^*} < 0, \quad \left. \frac{\partial(v_J(J)J)}{\partial J} \right|_{J=J_{\text{rep}}^*} > 0 \quad \text{und} \quad \left. \frac{\partial(\gamma(v_J)J)}{\partial J} \right|_{J=J_{\text{rep}}^*} > 0. \quad (3.13)$$

Wird nun der Fixpunkt beispielsweise durch eine kleine Erhöhung der adulten Biomasse gestört, wirkt sich dies unmittelbar nur auf das juvenile Stadium aus. Aufgrund der überkompensierenden Reproduktionsrate werden weniger Juvenile geboren und die Biomasse des juvenilen Stadiums sinkt. Wenn nur ein juveniles Stadium modelliert wird, hat dies eine instantane Auswirkung auf die Reifungsrate $\gamma(v_J)$. Nach (3.13) reifen insgesamt weniger Juvenile zu Adulten heran, was der ursprünglichen Störung entgegen wirkt. Es existiert also eine negative Rückkopplungsschleife ohne Zeitverzögerung, die Oszillationen verhindert und den Fixpunkt stabilisiert. Die instantane Abnahme der Reifungsrate als Reaktion auf die verringerte Anzahl neugeborener Jungtiere geht auf die

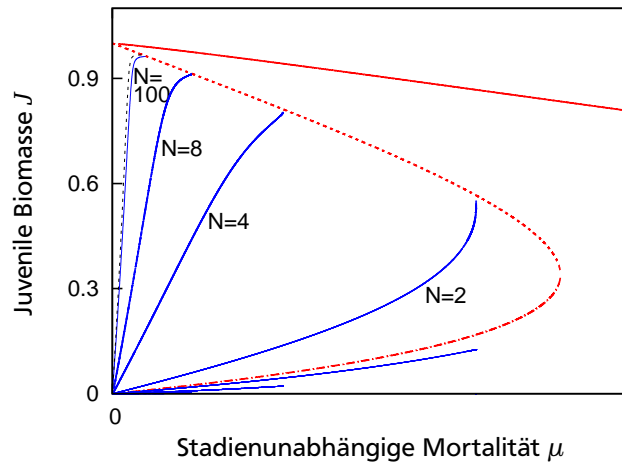


Abbildung 3.5: Stationäre Zustände der juvenilen Biomasse (rote Linien) in einem Modell mit mehreren juvenilen Stadien für variierende stadienunabhängige Mortalität μ . Durchgezogene Linie: stabiler Fixpunkt, gestrichelte Linie: Sattel, gestrich-punktete Linie: instabiler Knoten bzw. instabile Spirale. Blaue Linien: Maxima und Minima (falls > 0) der Grenzzyklen der totalen juvenilen Biomasse im Fall mehrerer juveniler Stadien (N ist die Anzahl der juvenilen Stadien). Schwarze, gestrichelte Linie am linken Rand: Maxima des Grenzzyklus der totalen juvenilen Biomasse im Modell mit kontinuierlicher Größenverteilung. Parameter: $\rho_J = \rho_A = 2$, $\beta = 1$.

vereinfachende Annahme, dass die Größenverteilung der Juvenilen stets quasistationär ist, in der Herleitung des stadienstrukturierten Modells zurück.

Wenn die Population nun mit mehreren juvenilen Stadien modelliert wird, betrifft eine Änderung in der Reproduktionsrate nur das erste juvenile Stadium. Die Störung hat zwar eine unmittelbare Auswirkung auf die Übergangsrate zum zweiten juvenilen Stadium, benötigt aber eine gewisse Zeit, um das adulte Stadium zu erreichen, da sie zunächst durch alle juvenilen Stadien laufen muss. Dies führt zu einer endlichen Verzögerung zwischen der Quelle der Störung (einer Änderung der Reproduktionsrate) und dem kontrollierenden Populationsstadium, den Adulten, die den Fixpunkt $(J_{\text{rep}}^*, A_{\text{rep}}^*)$ destabilisiert.

Für einen festen Wert von μ wächst die Amplitude der Populationsoszillationen mit der Anzahl der juvenilen Stadien (Abbildung 3.5). Das kann auch als Folge der Regulationsverzögerung verstanden werden. Je mehr juvenile Stadien in das Modell einbezogen werden, desto mehr Zeit benötigt die Störung in der Reproduktion, um das adulte Stadium zu erreichen, wo sie ihrer Ursache entgegenwirkt. Dies gibt der Störung mehr Zeit, sich aufzubauen und größer zu werden.

Die Dynamik einer Population, die durch Reifung reguliert ist, wird nicht destabilisiert, wenn mehrere juvenile Stadien berücksichtigt werden. Dies kann mit einem analogen Argument erklärt werden: In reifungsregulierten Populationen grenzen die kontrollierenden Stadien, die Juvenilen, direkt an das Ziel der Regulation, die Adulten. Eine Erhöhung der adulten Biomasse führt nun zu einer Erhöhung der Reproduktions-

rate. Dadurch steigt zwar nur die Biomasse des ersten juvenilen Stadiums, aber da sich die Juvenilen eine Ressource teilen, sinken instantan die Biomassenproduktionsraten aller juvenilen Stadien, also auch die Reifungsrate des letzten Stadiums. Dies wirkt der anfänglichen Störung entgegen. Während es also in reifungsregulierten Populationen zwar auch eine ontogenetische Verzögerung gibt (die Juvenilen benötigen eine gewisse Zeit ab Geburt, um zu Adulten heranzureifen), gibt es keine regulatorische Verzögerung.

3.3.5 Varianten des Zwei-Stadien-Modells

Die Arbeit [139] von de Roos et al. stellt einen wichtigen Bezugspunkt für die hier vorgestellten Untersuchungen dar. Dort wird ein Räuber-Beute-Modell mit einem stadienstrukturierten Räuber untersucht, bei dem sich die beiden Stadien eine Beutepopulation als Ressource teilen. In der Arbeit wird ebenfalls festgestellt, dass die Räuberpopulation entweder reifungsreguliert oder reproduktionsreguliert ist, allerdings wird explizit ausgeschlossen, dass diese beiden Populationszustände als Attraktoren der Dynamik koexistieren. Da sich das in [139] analysierte Modell jedoch noch in einigen weiteren Details von dem hier verwendeten unterscheidet, ist nicht a priori klar, dass die Koexistenz stabiler Populationszustände lediglich auf der Wahl separater Beutespezies für die Prädatorenstadien beruht. So wird die Dynamik der Beutepopulation in [139] nicht als quasistationär angenommen, sondern parallel zur Dynamik der strukturierten Prädatorenpopulation evolviert, und die Konsumrate der Prädatoren wird durch die realistischere Holling-Typ 2-funktionelle Antwort beschrieben statt wie hier linear approximiert zu werden.

Schreiber und Rudolf haben ebenfalls alternative stabile Zustände in einer strukturierten Prädatorenpopulation mit stadienspezifischen Beutepopulationen gefunden [82], allerdings unterscheiden sich die Bifurkationsszenarien qualitativ von den hier diskutierten. Während der reifungsregulierte Populationszustand in der vorliegenden Arbeit immer ein stabiler Fixpunkt ist (sofern er existiert), wird er in [82] in einer Hopfbifurkation instabil. Der entstehende Grenzyklus verschwindet schließlich in einer homoklinen Bifurkation mit dem Sattel und die Population geht in den reproduktionsregulierten Zustand über. Auch in [82] wird die Dynamik der Ressourcen explizit mit einer logistischen Wachstumsfunktion berücksichtigt und die Konsumrate der Prädatoren wird wie in [139] mit einer Holling-Typ 2-funktionellen Antwort beschrieben.

Um die Ursachen der unterschiedlichen Ergebnisse aufzuklären, werden an dieser Stelle Varianten des bisher analysierten Modells untersucht, die die Auswirkungen der unterschiedlichen Annahmen bezüglich der Implementierung der Ressourcen und der funktionellen Antwort testen. Damit soll zum einen geklärt werden, welche der Modellannahmen notwendig für das Auftreten alternativer stabiler Zustände ist, und zum anderen soll untersucht werden, was die Hopf-Bifurkation des reifungsregulierten Zustandes in [82] verursacht. Die zu testenden Annahmen betreffen die Modellierung der Ressourcen (eine gemeinsame für beide Stadien oder eine für jedes Stadium, sowie explizite Berechnung ihrer Dynamik wie in [82] und [139] oder quasi-stationäres Verhalten), ihre Wachstumsfunktion (logistisch oder chemostatisch) und schließlich die funktionelle Form der Konsumrate der Prädatoren (Holling-Typ 2 oder linear).

Im Gegensatz zu dem durch die Gleichungen (3.5) definierten Modell wird in den hier diskutierten Modellvarianten die Dynamik der Ressourcen auf der gleichen Zeitskala wie die der Prädatorspezies berechnet. Die Bewegungsgleichung im Fall einer gemeinsamen Ressource für juveniles und adultes Stadium hat die Form

$$\frac{dR}{dt} = G(R) - g(R)J - g(R)A \quad (3.14)$$

und die Gleichungen im Fall getrennter Ressourcen sind durch

$$\frac{dR_J}{dt} = G(R_J) - g(R_J)J \quad (3.15)$$

$$\frac{dR_A}{dt} = G(R_A) - g(R_A)A \quad (3.16)$$

gegeben. $R_{(s)}$ ($s \in \{J, A\}$) ist die Biomasse der gemeinsamen bzw. der jeweiligen stadienspezifischen Ressource. Die Wachstumsrate $G(R_{(s)})$ ist entweder eine logistische Funktion $\left(G(R_{(s)}) = rR_{(s)}\left(1 - \frac{R_{(s)}}{K}\right)\right)$ oder eine Chemostatfunktion $\left(G(R_{(s)}) = Z - VR_{(s)}\right)$ (siehe Kapitel 2). Im Fall separater Ressourcen haben die Parameter in den Wachstumsraten beider Ressourcen die gleichen Werte. Der Konsum der Ressource(n) durch die Prädatorspezies wird entweder durch lineare funktionelle Antworten $\left(g(R_{(s)}) = aR_{(s)}\right)$ oder durch sättigende Holling-Typ 2-funktionelle Antworten $\left(g(R_{(s)}) = \frac{aR_{(s)}}{R_0 + R_{(s)}}\right)$ mit Halbsättigungsdichte $R_0 = 1$ und Beutegreifrate $a = 10$ beschrieben. Die Form der Gleichungen für die Prädatorenstadien ist wie in den Gleichungen (3.1) bzw. (3.5) angegeben. Die Netto-Biomassenproduktionsraten sind jetzt durch $v_{(s)} = \lambda g(R_{(s)}) - \alpha$ mit $\lambda = 0,5$ und $\alpha = 1$ gegeben.

Die im Folgenden diskutierten Modellvarianten und in den Simulationen verwendeten Parameter sind:

- Variante 1: Gemeinsame Ressource mit logistischer Wachstumsrate, lineare funktionelle Antwort, $r = 10$, $K = 0,5$.
- Variante 2: Gemeinsame Ressource mit Chemostat-Wachstumsrate, Holling-Typ 2-funktionelle Antwort, $Z = 10$, $V = 0,4$.
- Variante 3: Gemeinsame Ressource mit Chemostat-Wachstumsrate, lineare funktionelle Antwort, $Z = 10$, $V = 0,4$.
- Variante 4: Separate Ressourcen mit Chemostat-Wachstumsrate, lineare funktionelle Antwort, $Z = 10$, $V = 0,5$.
- Variante 5: Separate Ressourcen mit logistischer Wachstumsrate, lineare funktionelle Antwort, $r = 10$, $K = 2$.
- Variante 6: Separate Ressourcen mit logistischer Wachstumsrate, Holling-Typ 2-funktionelle Antwort, $r = 10$, $K = 1,5$.

Die unterschiedlichen Parameterwerte wurden gewählt, um die verschiedenen Bifurkationen, die in den Varianten auftreten können, sichtbar zu machen. Die Analyse der

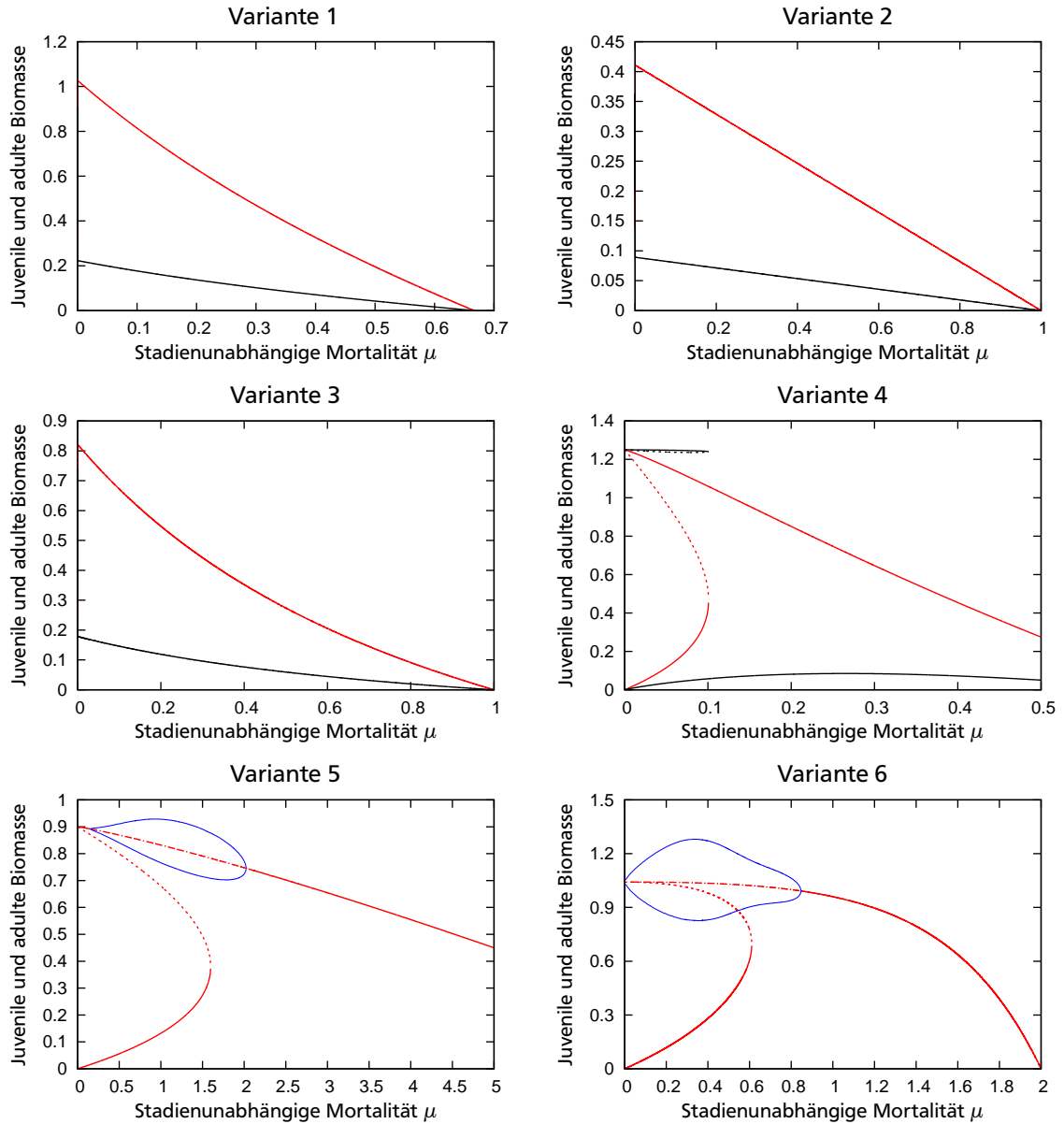


Abbildung 3.6: Varianten des Modells mit expliziter Berechnung der Ressourcendynamik. Rote Linien: Fixpunkte der juvenilen Biomasse, schwarze Linien: Fixpunkte der adulten Biomasse. Für die Varianten 5 und 6 ist nur die juvenile Biomasse dargestellt. Hier zeigen blaue Linien Maxima und Minima von Grenzzyklen an. In allen Varianten stehen durchgezogene Linien für lokal stabile Fixpunkte (bzw. stabile Grenzzyklen) und gestrichelte Linien für Sattel. Gestrichelpunktete Linien zeigen instabile Spiralen an.

Varianten wird auf eine qualitative Untersuchung der Bifurkationsdiagramme für variierende stadienunabhängige Mortalität μ , analog zu Abbildung 3.1a, beschränkt, da dies bereits ausreichend Erkenntnisse für einige allgemeinere Schlussfolgerungen liefert.

Wenn die Prädatorenstadien eine gemeinsame Beutespezies jagen, treten keine alternativen stabilen Zustände auf (Abbildung 3.6, Varianten 1-3), unabhängig von der Wachstumsrate der Beute oder von der funktionellen Antwort. Im Gegensatz dazu treten alternative stabile Zustände immer auf, wenn die Stadien unterschiedliche Ressourcen haben (Abbildung 3.6, Varianten 4-6).

Wenn das Ressourcenwachstum durch eine Chemostatfunktion beschrieben wird, sind die beobachteten stabilen Populationszustände immer Fixpunkte. Wenn die Beutespezies jedoch gemäß einer logistischen Funktion wächst, wird der reifungsregulierte Zustand bei ausreichend hohem Sättigungswert K in einer Hopfbifurkation instabil. Dies trifft auch auf Variante 1 zu. In der entsprechenden Simulation wurde K jedoch so niedrig gewählt, dass die Hopfbifurkation noch nicht aufgetreten ist.

Da in den Varianten 1-4 nur Fixpunkte gefunden werden, sind die Bifurkationsdiagramme unabhängig davon, ob die Bewegungsgleichungen der Ressourcen explizit integriert werden oder ob a-priori davon ausgegangen wird, dass die Ressourcen quasi-stationären Zuständen folgen. Diese Unterscheidung beeinflusst lediglich die transiente Dynamik sowie die Amplitude der Grenzzyklen in den Varianten 5 und 6.

3.4 Diskussion

Die Untersuchung der Populationsdynamik von Spezies mit größen-, alters-, oder stadienstrukturierten Populationen, die in kleine Module interagierender Spezies eingebettet sind, ist ein notwendiger Schritt auf dem Weg zum Verständnis der Dynamik großer Gemeinschaften interagierender Spezies mit heterogenen Populationen. Die komplexe Dynamik dieser natürlichen Artengemeinschaften zu verstehen, wird allgemein als wichtiges Ziel der theoretischen Ökologie angesehen [15].

Die Dynamik einer stadienstrukturierten Räuberpopulation mit einer einzigen Beutespezies wurde in [139] ausführlich beschrieben. In einer neueren Arbeit haben de Roos et al. das Modell einer strukturierten Beutepopulation untersucht, die von zwei stadienselektiven Prädatoren gejagt wird [90]. Hier wurde das umgekehrte System untersucht: eine stadienstrukturierte Jägerpopulation, deren ontogenetische Stadien unterschiedliche Beutespezies haben. Im Gegensatz zu den in [139] berichteten Ergebnissen traten hier über weite Bereiche des untersuchten Parameterraums alternative stabile Populationszustände auf.

In [139] wurde der Fall unabhängiger Ressourcen für die beiden Stadien der Räuberpopulation ebenfalls kurz diskutiert und die Möglichkeit alternativer stabiler Zustände wurde ausgeschlossen. In der entsprechenden Untersuchung wurde dem Juvenilstadium jedoch eine Ressource mit konstanter Biomassendichte zugewiesen. Da zusätzlich Konkurrenz zwischen den juvenilen Individuen ausgeschlossen wurde, folgt daraus eine konstante pro-Kopf-Biomassenproduktionsrate bzw. -Reifungsrate der Juvenilen. Damit ist auch bei sehr hohen Populationsdichten der Juvenilen die Gesamtpopulationsgröße nie durch eine geringe Reifungsrate limitiert. In dem hier analysierten 2-dimensionalen

System kann man sofort erkennen, dass die adulte Isokline mit dieser Wahl der juvenilen Ressource eine Gerade durch den Ursprung ist. Da sich die Form der juvenilen Isokline nicht stark ändert, kann nur ein nicht-trivialer Fixpunkt existieren. Dies zeigt, dass es für das Auftreten alternativer stabiler Zustände in strukturierten Populationen notwendig ist, dass beide Stadien a priori in der Lage sein müssen, die Größe der Gesamtpopulation durch ihre Biomassenproduktionsrate regulieren zu können. Das ist der Fall, wenn sowohl die totale Reifungsrate als auch die totale Reproduktionsrate bei hoher juveniler bzw. hoher adulter Biomasse überkompensierende Funktionen sind. Ferner ist es notwendig, dass sich eine hohe Biomasse eines Stadiums nur auf die Biomassenproduktion des entsprechenden Stadiums auswirkt, wie der Vergleich mit [139] (Modellvarianten 1-3 im vorigen Abschnitt) gezeigt hat. Wenn das regulierende (abundante) Stadium die Biomassenproduktionsrate des anderen Stadiums durch Konkurrenz um Nahrung ebenfalls unterdrückt, treten keine alternativen stabilen Zustände auf.

Bei der Untersuchung des sogenannten Hydra-Effekts, einem Anstieg der Biomasse eines stadienselektiven Prädators als Reaktion auf einen Anstieg seiner Mortalitätsrate, diskutieren Abrams und Quince kurz ein ähnliches System wie das hier präsentierte und zeigen, dass alternative stabile Zustände auftreten können [146]. Die Autoren analysieren die zugrundeliegende Populationsdynamik jedoch nicht im Detail. Wenn nur ein juveniles Stadium modelliert wird, steigt die Gesamtbiomasse ($J + A$) im reproduktionsregulierten Zustand, wenn die stadienunabhängige Mortalitätsrate erhöht wird (Abbildung 3.1a). Wie in [146] wird dieser Effekt durch eine Abnahme des Prädationsdrucks auf die Ressource infolge der erhöhten Prädatormortalität erzeugt. Die daraus resultierende höhere Biomasse der Ressource, die vom Prädator konsumiert werden kann, gleicht seine höhere Mortalität mehr als aus. Einen umfassenden Überblick über diesen und andere Mechanismen, die zum Hydra-Effekt führen, hat Abrams in [147] zusammengestellt.

Alternative stabile Zustände in Systemen mit größenstrukturierten Populationen und größenselektiven trophischen Interaktionen sind bereits länger bekannt, typischerweise variiert allerdings die Zusammensetzung der Systeme zwischen den alternativen Zuständen: Eine oder mehr Spezies sind nur in einem Zustand vorhanden, im anderen aber ausgestorben [87, 93, 148]. Ausnahmen können z. B. in [88] gefunden werden, wo unter bestimmten Bedingungen zwei alternative Räuber-Beute-Zustände statt einem Räuber-Beute-Zustand und einem Zustand ohne Räuber koexistieren oder in [138], wo alternative Oszillationsmoden beschrieben werden. Im ersten Beispiel durchläuft das System zwei Sattel-Knoten-Bifurkationen, was das Auftreten von Hysterese impliziert. Auch nach einem katastrophalen Übergang kann der ursprüngliche Zustand des Systems wiederhergestellt werden, wenn die Umweltbedingungen (im genannten Beispiel die Prädator-Mortalität) weit genug zurück verschoben werden, um den zweiten Bifurkationspunkt zu erreichen.

Hysterese in ökologischen Systemen wurde sowohl in theoretischen als auch in experimentellen bzw. empirischen Arbeiten ausführlich diskutiert [127, 128, 129], was nahelegt, dass es sich um ein weit verbreitetes Phänomen handelt, wenn alternative stabile Zustände auftreten. Im Gegensatz dazu durchläuft das hier untersuchte System nur eine Sattel-Knoten-Bifurkation bei variierendem μ , wenn juvenile und adulte Ressource

gleich produktiv sind (Abbildung 3.1a). Wenn man im reproduktionsregulierten Zustand startet (Fixpunkt 1), führt eine Erhöhung der stadienunabhängigen Mortalität μ schließlich zu einer katastrophalen Änderung der Zusammensetzung der Population. Sobald die Population jedoch im reifungsregulierten Zustand ist, bleibt sie dort gefangen. Abgesehen von einer starken Störung der Population gibt es keinen Weg, den Übergang allein durch eine Änderung der Mortalitätsrate umzukehren. In Populationen, die stark schwankenden Mortalitätsraten unterliegen (z. B. durch Prädation) muss der reproduktionsregulierte Zustand daher effektiv als transienter Zustand angesehen werden, obwohl er lokal stabil unter der Populationsdynamik ist.

Im Allgemeinen ist es nicht trivial anzugeben, unter welchen Bedingungen ein System alternative stabile Zustände besitzt, bzw., wenn es diese gibt, ob Hysterese oder isolierte alternative Zustände auftreten. Dies hängt kritisch von den Annahmen darüber ab, ob beide Stadien Biomassenproduktionsraten haben, die von ihren eigenen Biomassendichten abhängen, oder ob dies nur für ein Stadium gilt (wie es z. B. in [139] kurz diskutiert wird). Die Wahl des Bifurkationsparameters kann ebenfalls entscheidend sein. Wenn z. B. angenommen wird, dass die Ressourcen beider Stadien kontrollierbar sind, kann der reproduktionsregulierte Zustand bei mittleren Werten der Mortalität durch Reduzieren der Ressourcen des adulten Stadiums wiederhergestellt werden (Abbildungen 3.1a und 3.2a). Die Beeinflussbarkeit von Populationsstrukturen durch derartige Eingriffe wurde in [135] experimentell bestätigt.

Die funktionelle Form der Wachstumsraten der Ressourcen, der Räuber-Beute-Interaktionen sowie der Reifungsrate kann ebenfalls einen Einfluss auf die Bifurkationen der Populationsdynamik haben, was der Vergleich dieser Arbeit mit den Ergebnissen von Schreiber und Rudolf zeigt [82]. Wenn in deren Arbeit die Verfügbarkeit der Ressourcen im juvenilen Habitat erhöht wird (was äquivalent zu einer Absenkung der adulten Mortalität ist), ist die Population zunächst durch Juvenile dominiert (reifungsreguliert), bevor nach einer Sattel-Knoten-Bifurkation zwei Fixpunkte koexistieren. Dies entspricht dem Überschreiten der Bifurkationslinie B in den Abbildungen 3.1a oder 3.4a. Während in der vorliegenden Arbeit der reifungsregulierte Zustand stets ein stabiler Fixpunkt bleibt, wird er in [82] in einer Hopfbifurkation instabil, wenn die Produktivität des juvenilen Habitats weiter erhöht wird. Der entstehende stabile Grenzzyklus kollidiert schließlich in einer homoklinen Bifurkation mit dem Sattel und verschwindet, wodurch die Population in den reproduktionsregulierten Zustand wechselt. Da beide Populationszustände nicht über den gesamten zugänglichen Parameterbereich stabil sind, tritt im Gegensatz zur vorliegenden Arbeit und trotz der ansonsten äquivalenten Systeme Hysterese zwischen den Zuständen auf.

In der Untersuchung der sechs Varianten des Modells im vorigen Abschnitt zeigte sich, dass die Hopfbifurkation des reifungsregulierten Zustandes nur bei logistisch wachsenden Ressourcen mit ausreichend hoher Sättigungsdichte auftritt. Wenn das Wachstum der Ressourcen durch eine Chemostatfunktion beschrieben wird, tritt die Hopfbifurkation nicht auf, was nahelegt, dass der wesentliche Unterschied zwischen den hier und den in [82] diskutierten Ergebnissen auf die Wahl der Wachstumsrate der Ressourcen zurückzuführen ist.

Die Untersuchung der Dynamik von Populationen mit mehreren juvenilen Stadien demonstriert, dass die Beschreibung von Populationen mit nur zwei Stadien nicht immer angemessen ist. Die Instabilität des reproduktionsregulierten Zustandes aufgrund der Regulationsverzögerung ist generisch [142]. Die interne Größenstruktur einer Population durch eine Reihe diskreter ontogenetischer Stadien statt durch eine kontinuierliche Verteilung zu modellieren hat dennoch einige entscheidende Vorteile. So nehmen Modelle mit kontinuierlicher Größenverteilung meist an, dass sich alle Individuen derselben Größe identisch entwickeln [79]. Ein Modell mit mehreren juvenilen Stadien berücksichtigt dagegen unbeabsichtigt die kleinen Entwicklungsunterschiede zwischen Individuen vergleichbarer oder gar identischer Größe, ohne jedoch einzelnen Individuen instantane Reifung von der Geburt zum adulten Stadium zu erlauben. Letzteres ist im Zwei-Stadien-Modell aufgrund der impliziten Annahme einer quasistationären Größenverteilung der Juvenilen möglich. Durch Festlegen der Zahl juveniler Stadien kann das Ausmaß der Entwicklungsunterschiede vormals identischer Individuen angepasst werden. Darüber hinaus ist das stadienstrukturierte Modell vollständig durch gewöhnliche Differentialgleichungen beschrieben, die deutlich einfacher zu handhaben sind als die partiellen Differentialgleichungen, die zur Beschreibung der Modelle mit kontinuierlicher Größenverteilung benutzt werden.

In diesem Kapitel wurde lediglich exemplarisch und nur numerisch gezeigt, dass die Lösungen des Modells mit mehreren juvenilen Stadien für große Stadienzahlen gegen die Lösung des kontinuierlich-größenstrukturierten Modells konvergiert, aus dem es entwickelt wurde. Ein detaillierter analytischer Vergleich der Methoden zur Integration von größenstrukturierten Populationsmodellen liegt jedoch außerhalb der Reichweite dieser Arbeit.



4 Einfluss ontogenetischer Stadienstruktur und größenabhängiger Jagdkoeffizienten auf die Stabilität von Nahrungsnetzen

Nachdem im vorigen Kapitel ausführlich auf das dynamische Verhalten einer einzelnen stadienstrukturierten Population eingegangen wurde, wird in diesem Teil der Arbeit untersucht, wie sich die Heterogenität von Populationen auf die Struktur und die Stabilität komplexer Nahrungsnetze auswirkt. Parallel dazu wird der Einfluss, den die Abhängigkeit des Jagdverhaltens von den Körpermassen der interagierenden Spezies auf die Stabilität der Nahrungsnetze hat, analysiert. Beides wurde im Rahmen komplexer Nahrungsnetze noch nicht untersucht, so dass hier Neuland betreten wird. Es zeigt sich, dass die realistischen Annahmen bezüglich der Struktur der Populationen und der Interaktionsstärken die Stabilität von Nahrungsnetzen erhöhen.

4.1 Stabilität realistischer Nahrungsnetzmodelle

Wie in Kapitel 1 bereits dargelegt wurde, ist die traditionelle Auffassung von Ökologen, dass eine hohe Diversität die Stabilität von ökologischen Systemen schon allein dadurch erhöht, dass sie mehr alternative Transportpfade für Biomasse durch die zugrundeliegenden Netzwerke erzeugt [10, 11], mathematisch unwahrscheinlich. Um die Mechanismen, die realen Nahrungsnetzen ihre Stabilität verleihen, zu identifizieren, wurden die von Gardner und Ashby [13] sowie von May [14, 15] eingeführten Zufallsnetzwerke mit ebenso zufälligen Interaktionsstärken zwischen den Spezies daher in den folgenden Jahrzehnten durch zunehmend realistischere Modelle ersetzt. Dadurch konnte unter anderem die Bedeutung nicht zufälliger Netzwerktopologien [24], nicht zufälliger Interaktionsstärkeverteilungen [34, 35, 36], der Körpermasse bzw. des Metabolismus [46, 47, 48, 49] sowie adaptiven Verhaltens [22, 64] für die Stabilität von Nahrungsnetzen aufgeklärt werden.

Diese Arbeiten haben unser Verständnis bezüglich der Unterschiede zwischen realen Nahrungsnetzen und den simplistischen Zufallsnetzwerken der frühen theoretischen Arbeiten deutlich erhöht. Dennoch werden einige Aspekte von Nahrungsnetzen weiterhin nur in stark vereinfachter Form in Modellen berücksichtigt. In diesem Teil der Arbeit wird die Beschreibung der Spezies und ihrer wechselseitigen Interaktionen noch weiter verfeinert, mit dem Ziel, weitere Mechanismen identifizieren zu können, die die Stabilität natürlicher Artengemeinschaften beeinflussen. Dazu wird die interne Struktur von Populationen mit dem bereits eingeführten stadienstrukturierten Biomassenmodell berücksichtigt. Zudem wird, ebenfalls erstmals in einem Modell komplexer Nahrungsnetze, der systematische Einfluss der Körpermassen der Spezies auf ihr Jagdverhalten und damit auf die Stärke der Interaktionen zwischen ihnen berücksichtigt.

Die üblicherweise zur Beschreibung der Populationsdynamik verwendeten und in ihrer Grundform auf Lotka [55] und Volterra [56] zurückgehenden Gleichungen berücksichtigen nur Nahrungsaufnahme (Prädation), Reproduktion und Mortalität. Dadurch

vernachlässigen sie die Tatsache, dass Individuen im Laufe ihres Lebens häufig über mehrere Größenordnungen in der Masse wachsen [69, 70] und dass damit auch nicht alle Individuen einer Population zur Reproduktion beitragen. Einige Individuen, die Juvenilen, investieren stattdessen alle aufgenommene Nahrung in somatisches Wachstum. Im Kontext komplexer Nahrungsnetze bedeutet das zudem, dass nicht alle Individuen einer Spezies zur gleichen Zeit alle Beutespezies dieser Spezies konsumieren, ebenso wie nicht alle Individuen gleichermaßen durch Prädation von den Räubern der Spezies bedroht sind. Durch das Körperwachstum ändern sich die trophischen Beziehungen (die Links im Nahrungsnetz) vielmehr im Laufe der individuellen Entwicklung.

Die Stärke trophischer Interaktionen wird wesentlich durch die mittleren Körpermassen von Räuber- und Beutespezies bestimmt. Zu einem großen Teil ist dies auf die metabolischen Bedürfnisse der Prädatoren zurückzuführen, die allometrisch mit ihrer Körpermasse variieren. Dies wurde sowohl in empirisch motivierten als auch in theoretischen Studien zur Stabilität von Nahrungsnetzen berücksichtigt [46, 48] und die dabei wirkenden Mechanismen wurden detailliert aufgeklärt [20]. Der kombinierte Einfluss von Räuber- und Beutekörpergröße wurde dagegen noch nicht im gleichen Ausmaß untersucht. Mehrere jüngere Arbeiten zeigen eindeutig, dass das Verhältnis von Räuber- und Beutekörpergröße die Beutegreifraten beeinflusst und damit das Muster der Interaktionsstärken in Nahrungsnetzen [50, 51, 53, 54, 156]. Dies wurde zumeist für die trophischen Interaktionen von Fischen [50, 51] und Invertebraten [53, 54], aber auch für die von Vögeln [70], nachgewiesen. In der Regel bevorzugen Räuber Beuteindividuen in einem bestimmten Körpergrößenbereich, so dass die Interaktionsstärke als Funktion des Körpermassenverhältnisses ein Maximum aufweist. Der Jagderfolg nimmt ab, wenn die Beute zu klein und damit zu schlecht sichtbar und zu beweglich auf kleinen Längenskalen, oder zu groß und damit zu schnell und zu kräftig für den Prädatator ist. Man spricht daher auch von unimodalen oder, umgangssprachlich, von buckelkurvigen Interaktionsstärken als Funktion des Räuber-Beute-Massenverhältnisses. Diese Erkenntnisse wurden anhand einfacher Räuber-Beute-Paare gewonnen, jedoch bis jetzt noch nicht auf Modelle komplexer Nahrungsnetze angewendet.

Die mittlere Körpergröße der Individuen einer Spezies bzw. eines ontogenetischen Stadiums einer Spezies stellt somit ein generisches und empirisch sehr leicht zu bestimmendes Merkmal dar, das sowohl eine natürliche Unterscheidungsmöglichkeit für die verschiedenen Stadien bietet als auch die Stärke der Interaktionen zwischen Populationen bestimmt. Es liegt daher nahe, die trophischen Positionen der Spezies ebenfalls über ihre Körpermasse zu bestimmen. Dies erfordert jedoch ein Modell für die Topologie von Nahrungsnetzen, das auf Körpermasseninformationen beruht. Erst kürzlich wurde gezeigt, dass tatsächlich ein hoher Prozentsatz der Links in einem Nahrungsnetz allein mit der Kenntnis der Körpermassen der Spezies vorhergesagt werden kann [42, 43]. Es gibt jedoch nur wenige Modelle, die Nahrungsnetze konsistent auf der Basis von Körpergrößen sowie von diesen abhängigen mechanistischen Annahmen über das Jagdverhalten der Spezies konstruieren [41, 149, 150]. In diesem Kapitel werden empirische Daten zu Körpermassenverteilungen und allometrischen Gradverteilungen in Ökosystemen benutzt, um ein stochastisches Modell für die Struktur von Nahrungsnetzen zu

formulieren, das vollständig auf Körpermasseninformationen und einfachen, aber ökologisch wohl fundierten Regeln beruht.

Im folgenden Abschnitt werden zunächst das Modell für die Netzwerktopologie eingeführt und die hier verwendeten dynamischen Gleichungen diskutiert. Danach wird gezeigt, dass sowohl ontogenetische Stadienstruktur als auch vom Räuber-Beute-Massenverhältnis abhängige Interaktionsstärken die Stabilität von Nahrungsnetzen erhöhen.

4.2 Modell

4.2.1 Nahrungsnetztopologie

Es wird angenommen, dass die Interaktionen zwischen Populationen in den Modellnahrungsnetzen wesentlich durch die mittleren Körpermassen beeinflusst werden. Die meisten aktuellen topologischen Nahrungsnetzmodelle beruhen dagegen entweder auf phylogenetischen Korrelationen [30, 31, 32] oder auf eindimensionalen abstrakten Nischenachsen, die eine Hierarchie unter den Spezies generieren [25, 26, 27]. Der Nischenwert einer Spezies in den genannten Modellen lässt sich nicht unmittelbar mit der Körpermasse der Spezies identifizieren, obwohl auch diese eine trophische Hierarchie erzeugt [39]. So sind beispielsweise im Nischenmodell die Spezies gleichförmig über ein bestimmtes Intervall der Nischenachse verteilt [27], während die Körpermassen der Spezies in natürlichen Artengemeinschaften nie gleichförmig über die Körpermassenachse verteilt sind. Stattdessen werden eher logarithmische Normalverteilungen oder multimodale Verteilungen gefunden [151].

Aus diesem Grund wird hier ein einfaches Modell für die Struktur von Nahrungsnetzen eingeführt, das vollständig auf Körpermassen basiert. Es ist nicht beabsichtigt, mit diesem Modell die Topologien bestimmter empirischer Nahrungsnetze zu reproduzieren, obschon gezeigt wird, dass zumindest eine Reihe einfacher topologischer Eigenschaften wie der Verknüpfungsgrad der Netzwerke, der Anteil von Spezies ohne Prädatoren (sogenannte Top-Prädatoren) oder Gradverteilungen durchaus im Rahmen dessen liegen, was in natürlichen Nahrungsnetzen beobachtet wird. Stattdessen baut das Modell auf möglichst einfachen, aber plausiblen Regeln auf, die die wichtigsten Trends bezüglich der Körpermassen berücksichtigen, die in empirischen Daten gefunden werden. Dazu gehören z. B. das breiter werdende Beutespektrum oder die abnehmende Vulnerabilität (die Zahl der Prädatorenspezies einer Art) mit zunehmender Körpermasse.

Der Algorithmus, mit dem die Nahrungsnetze konstruiert werden, besteht aus zwei Schritten: Zunächst wird jeder Spezies eine mittlere adulte Körpermasse m_i zugewiesen, die aus einer deka-logarithmischen Normalverteilung mit logarithmischem Mittelwert $\zeta_M = 8$ und Breite $\sigma_M = 8$ gezogen wird. Massen, die 8 Größenordnungen kleiner oder größer als der logarithmische Mittelwert sind, werden aus numerischen Gründen nicht berücksichtigt. Damit überspannt die Achse potentieller Körpermassen 16 Größenord-

nungen, was mit empirischen Ergebnissen kompatibel ist [151]. Darüber hinaus wird durch diese Wahl der Parameter die kleinste mögliche adulte Körpermasse auf 1 fixiert.

Juvenile Individuen wachsen oft über mehrere Größenordnungen in der Körpermasse, bevor sie zu Adulten heranreifen. In der stadienstrukturierten Approximation kann einem Netzwerkknoten, der mit einem juvenilen Stadium assoziiert ist, allerdings nur eine feste Körpermasse anstelle einer Körpermassenverteilung zugeordnet werden. Wie zuvor wird das Größenverhältnis von der Masse bei der Geburt zur Masse beim Reifen (die identisch mit der adulten Körpermasse ist) auf den Wert $z = 10^{-2}$ gesetzt. Der geometrische Mittelwert dieser zwei Größen wird als Näherungswert für die Körpermasse eines typischen juvenilen Individuums der betrachteten Spezies angenommen. Die mittleren Körpermassen der juvenilen Stadien werden somit auf einen Wert genau eine Größenordnung kleiner als die der zugehörigen adulten Stadien gesetzt. Der Größenunterschied zwischen den Individuen einer Art ist damit deutlich geringer als der Unterschied zwischen Individuen zweier zufällig ausgewählter Arten. Dies rechtfertigt die in Kapitel 2.3 gemachte Vereinfachung, nur die metabolischen Unterschiede zwischen Spezies, aber nicht die innerhalb einer Spezies zu berücksichtigen.

Im zweiten Schritt werden die trophischen Links zwischen Prädatoren (i) und ihren Beutespezies (j) gesetzt. Hierzu wird zunächst angenommen, dass es für einen Räuber mit Körpermasse m_i eine bevorzugte (optimale) Beutegröße $m_{opt,i}(m_i)$ gibt. Eine Spezies j , die exakt diese Körpergröße hat, wird mit Wahrscheinlichkeit 1 als Beute angesehen (d.h., Links zwischen derartigen Räuber-Beute-Paaren werden deterministisch gesetzt). Spezies mit kleinerer oder größerer Körpermasse werden nur noch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit P als Beute angesehen, die umso kleiner ist, je weiter m_j von $m_{opt,i}$ abweicht. Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Link von einer Spezies j zur Räuberspezies i generiert wird, hängt daher sowohl von m_i als auch von m_j ab. Hier wird eine gaussförmige Abhängigkeit von den logarithmischen Körpermassen angenommen:

$$P(m_j|m_i) = \exp\left(-\frac{(\ln(m_j) - \ln(m_{opt,i}))^2}{2\sigma_i^2}\right). \quad (4.1)$$

Für jedes Speziespaar (i, j) wird $P(m_j|m_i)$ ermittelt und mit einer Zufallszahl aus dem Intervall $[0; 1]$, die aus einer gleichförmigen Wahrscheinlichkeitsverteilung gezogen wird, verglichen. Ein Link wird gesetzt, wenn $P(m_j|m_i)$ größer als diese Zufallszahl ist. Die Regeln zum Aufbau der körpermassenbasierten Nahrungsnetze sind in Abbildung 4.1 im Vergleich mit dem Nischenmodell skizziert.

Es wird ferner angenommen, dass der Parameter $m_{opt,i}$ gemäß einem einfachen Potenzgesetz von der Körpermasse des Räubers abhängt: $m_{opt,i}(m_i) = b_1 m_i^{b_2}$. Die Größe σ_i misst die Breite der trophischen Nische des Prädators und ist über $\sigma_i(m_i) = b_3 \ln(m_i)$ mit m_i verbunden. Die drei Parameter $b_{1,2,3}$ bestimmen die Form des Nahrungsnetzes und können im Prinzip genutzt werden, um die Modellnetzwerke an empirische Nahrungsnetze zu fitten. Da alle Parameter positiv sind (Tabelle 4.1), nehmen die bevorzugte Beutegröße und die Breite der trophischen Nische mit der Prädatorenmasse zu. Die Werte der Parameter wurden so gewählt, dass sich realistische Werte des Verknüpfungsgrades (*connectance*) $C \approx 0,18 \dots 0,24$ sowie realistische Längen von

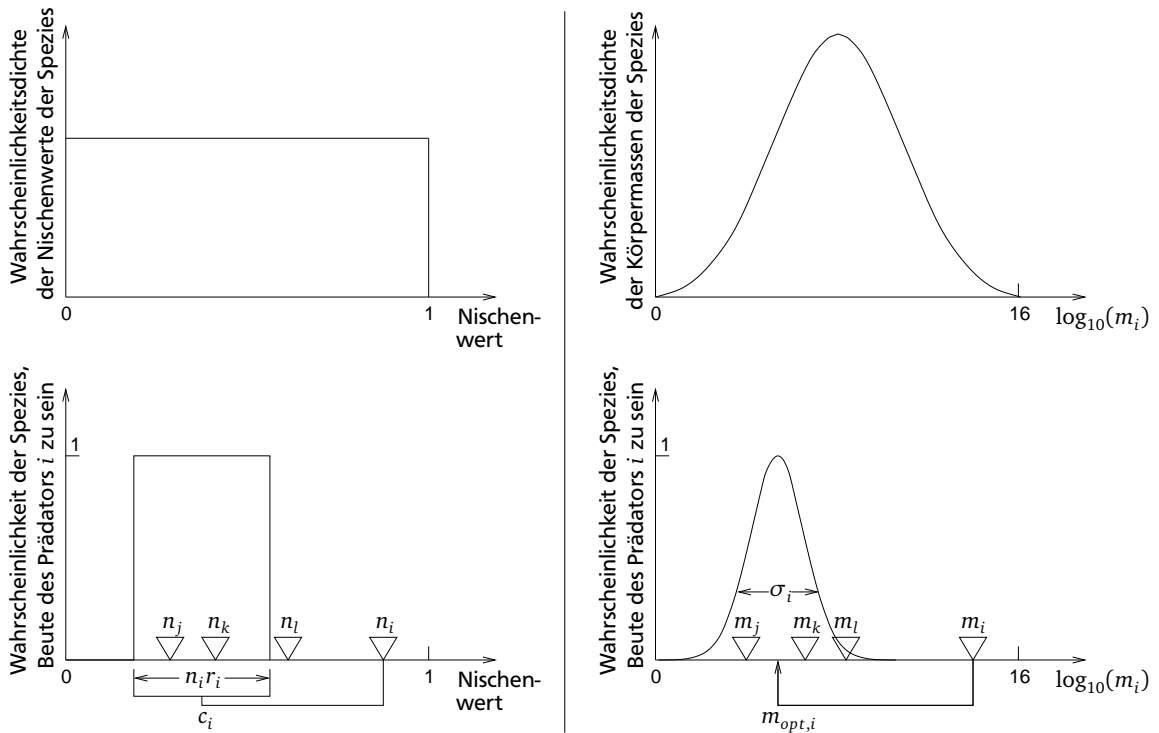


Abbildung 4.1: Konstruktionsprinzipien des Nischenmodells (links) und des hier entwickelten körpermassenbasierten Netzwerkmodells (rechts) im Vergleich. Auf der abstrakten Nischenachse sind die Spezies gleichmäßig verteilt, während sie auf der Körpermassenachse einer logarithmischen Normalverteilung folgen (oben). Im Nischennetz sind alle Spezies, deren Nischenwerte in einen um c_i zentrierten Bereich (die trophische Nische von i) mit Breite $n_i r_i$ fallen, Beute des Prädators mit Nischenwert n_i . Die Parameter c_i und r_i werden für jeden Prädatör aus Wahrscheinlichkeitsverteilungen bestimmt, deren Erwartungswerte so angepasst sind, dass sich ein vorgegebener Verknüpfungsgrad C ergibt. Im körpermassenbasierten Netzwerk werden Spezies nur mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit, die mit wachsendem Abstand von $m_{opt,i}$ kleiner wird, von einem Prädatör mit Körpermasse m_i als Beute betrachtet. Dadurch ist es möglich, dass die trophische Nische des Prädators Lücken enthält.

Nahrungsketten ergeben. Wenn die trophischen Level der Spezies als kürzester Abstand zu den Ressourcen, gemessen über Ketten trophischer Links, definiert werden, werden maximal vier trophische Level erzeugt. Der Maximalwert der mittleren trophischen Level, die rekursiv als Mittelwert der trophischen Level aller Beutespezies der jeweiligen Art plus 1 berechnet werden, liegt meist zwischen 5 und 6. Die Auswertung weiterer charakteristischer Eigenschaften, mit denen die Struktur der Nahrungsnetze beurteilt werden kann, wie z. B. die Vulnerabilitäts- und Generalitätsverteilungen¹, erfolgt in Kapitel 4.4.

Die ontogenetischen Stadien einer Spezies werden als unabhängige Knoten im Netzwerk behandelt, d. h. den Stadien werden ihre Beutespezies unabhängig voneinander zugeordnet. Die einzige Ausnahme hiervon stellen Basalarten dar, also die Spezies, die keine andere Spezies als Beute haben: Wenn eines der Stadien einer Spezies keine Beute hat, werden potentielle trophische Links zum anderen Stadium entfernt. Damit wird sichergestellt, dass eine Spezies entweder als Ganzes Basalart ist oder nicht. Dies ist notwendig, da sich der metabolische Typ bzw. die Nahrung von Basalarten in der Regel grundlegend von denen der anderen Spezies unterscheiden.

4.2.2 Populationsdynamik

Als Vergleichspunkt, der benötigt wird, um den Einfluss stadienstrukturierter Populationen auf die Stabilität der Netzwerke beurteilen zu können, werden Systeme mit homogenen Populationen betrachtet. Die dynamischen Gleichungen, die hier benutzt werden, um die Dynamik der Biomasse B_i von Spezies i zu beschreiben, orientieren sich an dem bioenergetischen Modell von Yodzis und Innes [47], beinhalten aber Jagdkoeffizienten, die von den Körpermassen der Räuber- und der Beutespezies abhängen. Mit der in den Gleichungen (2.22) und (2.23) eingeführten Notation ist die Biomassendynamik einer Spezies mit homogener Population durch eine Bilanzgleichung zwischen Biomassenproduktion und Mortalität gegeben:

$$\frac{dB_i(t)}{dt} = v_i(t)B_i(t) - \mu_i(t)B_i(t). \quad (4.2)$$

Die Netto-Biomassenproduktionsrate $v_i(t)$ ist wie gehabt als Differenz zwischen der Nahrungsassimilationsrate und der metabolischen Rate definiert, während die Mortalitätsrate $\mu_i(t)$ Verluste durch Prädation und die Hintergrundmortalitätsrate zusammenfasst. Die Biomassenproduktionsrate der Basalarten wird durch eine logistische Wachstumsfunktion beschrieben:

$$v_i(t)B_i(t) = R_iB_i(t) \left(1 - \frac{B_i(t)}{K_i} \right), \quad (4.3)$$

mit maximaler Wachstumsrate R_i und Sättigungsdichte K_i . Zur Modellierung der Nahrungsaufnahme der Konsumenten wird in diesem Teil der Arbeit die auch von der

¹ Die Generalität einer Spezies bezeichnet die Anzahl ihrer Beutespezies und die Vulnerabilität gibt die Anzahl ihrer Räuber an.

Prädatorendichte abhängige Beddington-De Angelis-Form der funktionellen Antwort (Gleichung (2.10)) benutzt:

$$g_{ij}(t) = \sum_j y \alpha_i \frac{a_{2,ij} f_{ij} B_j(t)}{B_0 + \sum_k a_{2,ik} f_{ik} B_k(t) + c B_i(t)}. \quad (4.4)$$

In den meisten theoretischen Arbeiten zur Stabilität von Nahrungsnetzen werden die Jagdkoeffizienten $a_{2,ij}$ und die Halbsättigungsdichte B_0 als konstante Parameter angenommen. Damit wird nur der Anstieg der Beutegreifrate mit einem Potenzgesetz in der Prädatorkörpermasse berücksichtigt (siehe Gleichungen (2.15) und (2.16)), der kombinierte Einfluss von Räuber- und Beutekörpergröße auf die Rate, mit der Prädatoren erfolgreich Beuteindividuen erlegen, wird jedoch vernachlässigt. Hier wird dagegen angenommen, dass der Jagderfolg, der durch die Jagdkoeffizienten $a_{2,ij}$ beschrieben wird, in der gleichen Weise von der Räuber- und der Beutekörpermasse abhängt wie die Wahrscheinlichkeit, dass der entsprechende trophische Link im Nahrungsnetz überhaupt realisiert ist (Gleichung (4.1)):

$$a_{2,ij}(m_i, m_j) = \exp \left(\frac{(\ln(m_j) - \ln(m_{opt,i}))^2}{2\sigma_i^2} \right), \quad (4.5)$$

mit $m_{opt}(m_i)$ und $\sigma(m_i)$ wie oben definiert. Diese Funktion ist für gegebene Räuberkörpermasse symmetrisch im Räuber-Beute-Körpermassenverhältnis und wurde vornehmlich aufgrund ihrer Einfachheit gewählt. Im Allgemeinen muss die Körpermassenabhängigkeit des Jagderfolgs jedoch keine derartige Symmetrie aufweisen [51, 52, 53, 124]; von Bedeutung ist lediglich, dass die Interaktionsstärken von Räuber-Beute-Paaren mit sehr atypischen Körpermassenverhältnissen reduziert werden.

Um die Auswirkungen der unimodalen Jagdkoeffizienten beurteilen zu können, werden die Interaktionsstärken quantitativ ausgewertet. Zudem werden vergleichende Simulationen durchgeführt, in denen die Jagdkoeffizienten konstant sind: $a_{2,ij} = 1 \forall (i, j)$. Dies entspricht der klassischen Form der Dynamik, die z. B. in [47] oder [48] verwendet wurde. Mit der Stärke einer Interaktion ist im Allgemeinen der maximale Biomassenfluss pro Räuber- und Beutebiomasseneinheit durch den entsprechenden Link gemeint. Sie ist hier durch

$$s_{ij} = \alpha_i y \frac{a_{2,ij} f_{ij}}{B_0} \quad (4.6)$$

gegeben. Dieser Maximalwert wird dann erreicht, wenn sowohl Räuber- als auch Beutebiomassen sehr klein sind und somit die Handhabungszeit und die Interferenzkonkurrenz zwischen den Prädatoren vernachlässigbar sind. Die Interaktionsstärken berücksichtigen mit dieser Definition neben der Körpermassenabhängigkeit der Jagdkoeffizienten auch die metabolischen Unterschiede zwischen den Spezies.

Zur Modellierung stadienstrukturierter Populationen werden die Gesamt-Biomassen B_i der Spezies wie zuvor in juvenile Biomassen J_i und adulte Biomassen A_i aufgeteilt. Deren Dynamik wird mit den in Kapitel 2 eingeführten Gleichungen (2.24) und (2.25) beschrieben, in denen die funktionellen Antworten und die Jagdkoeffizienten durch (4.4) bzw. (4.5) gegeben sind.

4.2.3 Parametrisierung und allometrische Skalierung

Die Assimilationseffizienz λ hat für alle Räuber-Beute-Paare den Wert 0,85, womit angenommen wird, dass die Basalarten ebenfalls Tiere (z. B. Detritivoren) sind und keine Pflanzen, da letztere mit einer deutlich geringeren Effizienz von ca. 0,45 verdaut werden [47]. f_{ij} bezeichnet den Anteil der zur Jagd zur Verfügung stehenden Zeit, den Prädator i zur Suche nach Spezies j aufwendet. Es wird eine gleichmäßige Aufteilung der Jagdzeit auf alle Beutespezies angenommen, so dass die Parameter f_{ij} den Wert $(1/\text{Anzahl Beutespezies von } i)$ haben. Der Parameter z , der das Verhältnis der juvenilen Körpergröße bei der Geburt zur Körpergröße beim Reifen beschreibt, geht hier nicht nur in die Reifungsfunktion γ_i ein (siehe Gleichung (2.25)), sondern wird wie oben beschrieben auch zur Bestimmung der Topologie der Netzwerke verwendet.

Die Sättigungsdichten der Basalarten, K_i , ihre maximalen Wachstumsraten, R_i , sowie die massenspezifischen metabolischen Raten aller anderen Spezies, α_i , skalieren allometrisch mit der Körpergröße entsprechend Potenzgesetzen, deren Exponent im ersten Fall $1/4$ und in den beiden letzten Fällen $-1/4$ ist:

$$K_i = K_0 m_i^{0,25} \quad (4.7)$$

$$R_i = R_0 m_i^{-0,25} \quad (4.8)$$

$$\alpha_i = \alpha_0 m_i^{-0,25} . \quad (4.9)$$

K_0 kann o.B.d.A. auf 1 gesetzt werden (dies entspricht lediglich einer geeigneten Wahl der Einheit des Volumens) und die Einheit der Zeit wird so gewählt, dass für Basalarten mit Masse 1 (der kleinstmöglichen adulten Körpermasse) $R_i = 1$ ist, das heißt $R_0 = 1$. Für invertebrate Konsumenten impliziert diese Wahl $\alpha_0 = 0,314$ und $y = 8$ [45, 48].

Die Parameter sind mit ihren in den Simulationen verwendeten numerischen Werten in Tabelle 4.1 zusammengefasst.

4.3 Simulationen

Der Einfluss der Stadienstruktur der Populationen auf die Stabilität der Nahrungsnetze wird untersucht, indem Simulationsläufe mit strukturierten Populationen mit solchen mit homogenen Populationen verglichen werden. Der Effekt körpermassenabhängiger Jagdkoeffizienten wird analog ermittelt, indem vergleichende Simulationsläufe mit konstanten Jagdkoeffizienten durchgeführt werden. Um die Notation abzukürzen, wird im Weiteren die folgende Konvention verwendet: In Modell 1 sind die Populationen homogen und die Jagdkoeffizienten konstant, Modell 2 verbindet körpermassenabhängige Jagdkoeffizienten mit homogenen Populationen und die Modelle 3 und 4 kombinieren stadienstrukturierte Populationen mit konstanten (3) bzw. körpermassenabhängigen Jagdkoeffizienten (4).

In jedem Simulationslauf wird zunächst ein Nahrungsnetz mit S Spezies erzeugt, was $2S$ Netzwerkknoten (den Populationen der ontogenetischen Stadien) in den Modellen 3 und 4 entspricht. Die Biomassendichten der Spezies bzw. Stadien werden mit zufälligen Werten aus dem Intervall $(0; 0,1]$ initialisiert. Die Populationsdynamik wird für

Parameter	Symbol	Numerischer Wert
log. Mittelwert der Körpermassenverteilung	ζ_M	8
Breite der Körpermassenverteilung	σ_M	8
Mantisse der opt. Beutekörpermasse	b_1	0,02
Exponent der opt. Beutekörpermasse	b_2	0,8
Proportionalitätskonstante der Nischenbreite	b_3	0,15
Sättigungsdichte der Basalarten	K_0	1
max. Wachstumsrate der Basalarten	R_0	1
Assimilationseffizienz	λ	0,85
max. Aufnahme rate (rel. zur metabolischen Rate)	y	8
massenspez. metabolische Rate	α_0	0,314
Halbsättigungsdichte	B_0	0,5
Prädatoreninterferenz	c	0,2
Geburt-zu-Reifung-Körpermassenverhältnis	z	0,01

Tabelle 4.1: Parameter, die für das topologische Nahrungsnetzmodell und in den dynamischen Gleichungen benutzt werden. Die Parameter $b_{1,2,3}$ bestimmen auch die Form der körpermassenabhängigen Jagdkoeffizienten a_{2ij} .

$5 \cdot 10^5$ Zeiteinheiten berechnet. Die Einheit der Zeit ist dabei durch die Wahl von $R_0 = 1$ in Abschnitt 4.2.3 festgelegt. Diese Zeit ist ausreichend lang gewählt, damit auch die schwersten Spezies, die eine sehr langsame Populationsdynamik haben, einen stationären dynamischen Zustand (in der Regel einen Fixpunkt oder stabile Oszillationen) erreichen können. Eine Spezies wird als ausgestorben angesehen und dauerhaft aus dem System entfernt, wenn ihre Biomasse unter den Wert 10^{-6} fällt.

Die Simulationen wurden über einem Intervall der Diversität, von $S = 20$ bis $S = 80$, mit einer Schrittgröße von 4 durchgeführt, um mögliche Diversitätseffekte aufzudecken. Für jeden Wert von S wurden die Simulationsergebnisse über 1.000 einzelne Simulationsläufe gemittelt, was zu einer Gesamtzahl von 16.000 Simulationen pro Modell führt. Die Verteilungen der Linkstärken, der Vulnerabilität und der Generalität, sowie die Mittelwerte der weiteren topologischen Kenngrößen wurden aus 10.000 Simulationsläufen pro Modell, mit Netzwerken mit 50 Spezies, ermittelt. Die numerische Integration wurde mit einem Runge-Kutta-Fehlberg-Algorithmus mit lokaler absoluter Fehlertoleranz $\epsilon_{\text{abs.}} = 10^{-4}$ und mit relativer Fehlertoleranz $\epsilon_{\text{rel.}} = 10^{-6}$ durchgeführt.

4.4 Ergebnisse

4.4.1 Initiale Struktur der Nahrungsnetze

Zunächst wird die initiale Topologie der Nahrungsnetze mit homogenen bzw. mit stadienstrukturierten Populationen untersucht. Die Netzwerke mit strukturierten Populationen bestehen aus $2S$ Knoten, von denen der Hälfte eine zufällig aus einer logarith-

mischen Normalverteilung gezogene adulte Körpermasse zugeordnet ist, während die Körpermassen der juvenilen Stadien deterministisch auf ein Zehntel der adulten Körpermasse gesetzt werden. Im Gegensatz dazu folgen alle S Körpermassen, die mit den Knoten in den Netzwerken mit homogenen Populationen assoziiert sind, der logarithmischen Normalverteilung. Diese Unterschiede in der Anzahl der effektiven Netzwerk-knoten und in der Statistik der Körpermassen führen zu systematischen Unterschieden in der Netzwerktopologie.

In Tabelle 4.2 sind einige einfache statistische Kenngrößen angegeben, die standardmäßig zur Charakterisierung von Nahrungsnetztopologien verwendet werden [27, 31]. Da für die initiale, binäre Linkstruktur der Nahrungsnetze die Jagdkoeffizienten nicht wichtig sind (sie beeinflussen lediglich die Stärke der Interaktionen und damit die Populationsdynamik, siehe unten), wird an dieser Stelle nur zwischen Modellen mit homogenen bzw. strukturierten Populationen unterschieden. Die hier ermittelten Werte liegen durchwegs in Bereichen, die auch in empirischen Nahrungsnetzen gefunden werden, wobei der Anteil der Basalarten eher am unteren Ende der Verteilung und der Anteil der Omnivoren am oberen Ende der Verteilung liegt [152]. Der deutlich höhere Anteil kannibalistischer Spezies in Nahrungsnetzen mit strukturierten Populationen ist auf adulte Stadien zurückzuführen, die die Juvenilen der eigenen Art konsumieren.

	$\langle TL \rangle_{min}$	$\langle TL \rangle_{ds}$	C	T	I	B	Kannib.	Omniv.
homog. Pop.	2,38	3,14	0,23	0,05	0,87	0,08	0,03	0,72
strukt. Pop.	2,34	3,21	0,22	0,02	0,90	0,08	0,20	0,87

Tabelle 4.2: Statistische topologische Eigenschaften von Nahrungsnetzen mit homogenen bzw. stadienstrukturierten Populationen. Angegeben sind die Mittelwerte der minimalen bzw. durchschnittlichen trophischen Level, des Verknüpfungsgrades (C), der Anteile der Top-Prädatoren (T), intermediären Arten (I) und Basalarten (B) sowie der Anteile kannibalistischer und omnivorer Arten. Die Daten wurden aus 10.000 Netzwerken mit 50 Spezies ermittelt.

Statt nur die gemittelten Größen zu betrachten, ist es auch wichtig zu untersuchen, wie sich die Spezies bzw. Stadien auf die trophischen Level verteilen, um beurteilen zu können, ob die Modellnetzwerke eine sinnvolle Struktur haben. Die entsprechenden Verteilungen sind in Abbildung 4.2 als Funktion der Spezieszahl S dargestellt. Mit dem trophischen Level ist ab hier stets der kürzeste Abstand zu den Ressourcen gemeint. Im Fall strukturierter Populationen werden die trophischen Level der beiden Stadien separat ausgewertet.

Sowohl in den Netzen mit homogenen als auch in denen mit heterogenen Populationen werden die Nahrungsketten umso länger, je größer die Netzwerke sind: Der Anteil der Basalarten und der Konsumenten auf dem zweiten trophischen Level nimmt ab (nicht jedoch deren absolute Zahlen), während der Anteil der Konsumenten auf dem dritten trophischen Level ansteigt. Der Anteil von Prädatoren auf dem vierten trophischen Level ist sehr niedrig und nahezu konstant. Spezies mit einem noch größeren Abstand zu den Ressourcen treten praktisch nicht auf. Der Hauptunterschied zwischen Nahrungsnetzen mit homogenen bzw. stadienstrukturierten Populationen ist, dass bei

letzteren die Nahrungsketten aufgrund des geringeren Anteils von Spezies auf der dritten und vierten trophischen Ebene im Durchschnitt etwas kürzer sind.

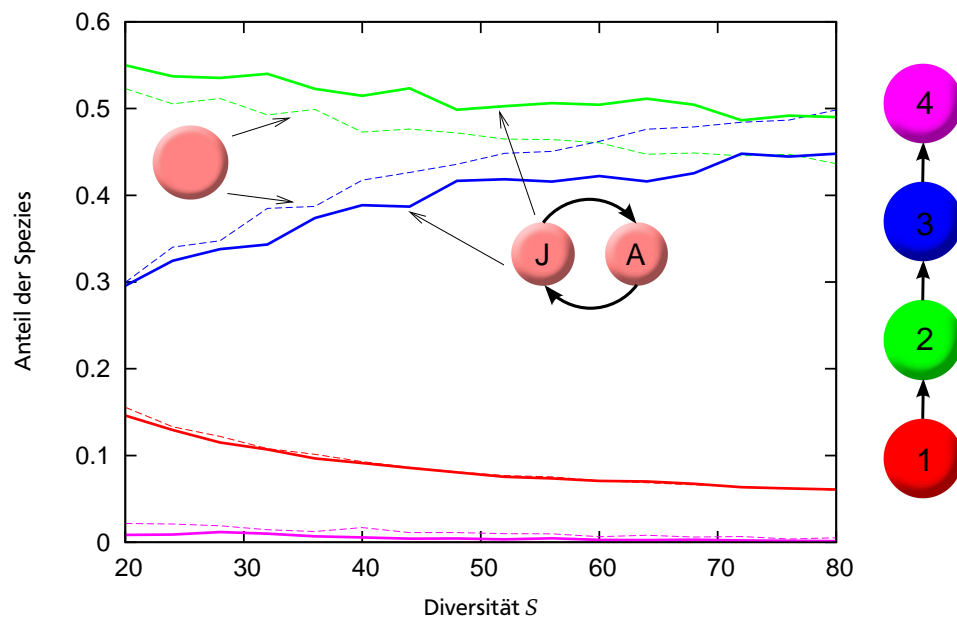


Abbildung 4.2: Anteil der Spezies auf den unterschiedlichen trophischen Leveln als Funktion der Spezieszahl S . Dünne, gestrichelte Linien stellen die Ergebnisse für homogene Populationen dar; dicke, durchgezogene Linien zeigen stadienstrukturierte Populationen an. Das erste trophische Level (Basalarten) ist rot dargestellt, das zweite grün, das dritte blau und das vierte magenta.

Die kumulativen Generalitäts- und Vulnerabilitätsverteilungen sind sehr breit und weichen von einem einfachen exponentiellen Verhalten ab (Abbildung 4.3). In empirischen Nahrungsnetzen fallen diese Verteilungen oft ungefähr exponentiell ab [28], was Nahrungsnetze von vielen anderen Netzwerktypen unterscheidet [153]. Abweichungen vom exponentiellen Verhalten werden vor allem in Fließgewässer-Nahrungsnetzen gefunden [28, 151]. In Nahrungsnetzen mit strukturierten Populationen sind die Verteilungen deutlich breiter, da jedes Stadium einer Spezies theoretisch bis zu $2S$ Prädatoren oder Beutespezies haben kann. Auch wenn die Verteilungen um doppelt gezählte Spezies korrigiert werden (z. B. wenn ein Prädator sowohl das juvenile als auch das adulte Stadium einer Spezies jagt), bleiben sie breiter als im Fall homogener Populationen.

Die beiden untersuchten Alternativen bezüglich der Jagdkoeffizienten (konstant oder körpermassenabhängig) beeinflussen zwar nicht das Muster der realisierten trophischen Interaktionen, aber sie haben einen Einfluss auf die Verteilung der Interaktionsstärken. Der Unterschied zwischen den beiden Alternativen ist in Abbildung 4.4 illustriert: Die Verteilung der Interaktionsstärken ist zu kleineren Werten verschoben, wenn der Jagderfolg bei ungünstigen Körpermassenverhältnissen abnimmt. Zudem ist das untere Ende der Verteilung in diesem Fall etwas breiter. Durch die unimodalen Jagdkoeffizienten

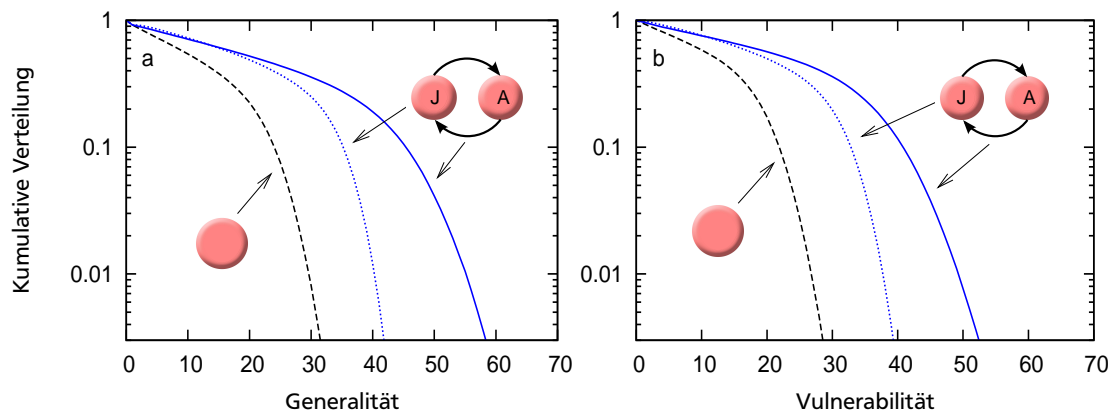


Abbildung 4.3: Kumulative Generalitäts- (a) und Vulnerabilitäts- (b) Verteilungen von Netzwerken nach der Initialisierung. Die Daten wurden aus 10.000 Netzwerken mit $S = 50$ Spezies gewonnen. Schwarze, gestrichelte Linien: homogene Populationen; blaue, durchgezogene Linien: stadienstrukturierte Populationen; blaue, gepunktete Linien: ebenfalls für stadienstrukturierte Populationen, aber um doppelt gezählte Spezies korrigiert.

in den dynamischen Gleichungen werden also mehr schwache Links erzeugt und die mittlere Stärke aller Interaktionen in den Netzwerken nimmt leicht ab.

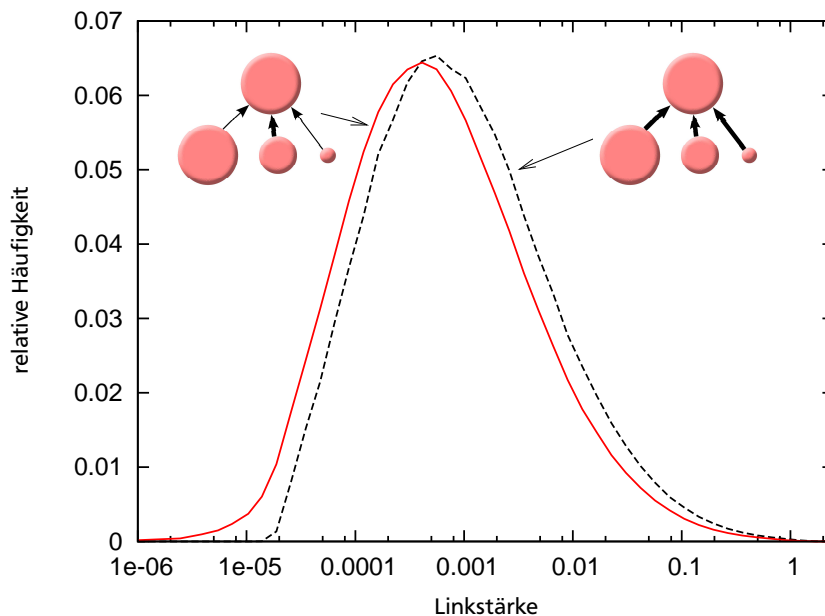


Abbildung 4.4: Normierte Verteilung der Linkstärken aus 10.000 Netzwerken mit $S = 50$ stadienstrukturierten Populationen. Schwarze, gestrichelte Linie: konstante Jagdkoeffizienten; rote, durchgezogene Linie: körpermassenabhängige Jagdkoeffizienten.

4.4.2 Stabilität und finale Struktur der Nahrungsnetze

Als Maß für die Stabilität der Nahrungsnetze wird ihre Robustheit unter der Evolution der Populationsdynamik ausgewertet. Die Robustheit ist dabei der Anteil der überlebenden Spezies, d. h. derjenigen Spezies, die bei Abbruch des Simulationslaufs mit einer Biomassendichte $> 10^{-6}$ im Netzwerk vertreten sind. Zum Vergleich der vier Modelle wird zunächst die über die initiale Diversität gemittelte Robustheit betrachtet (Abbildung 4.5).

Das zentrale Ergebnis ist, dass das klassische Modell (1), das weder Populationsheterogenität noch massenabhängige Jagdkoeffizienten berücksichtigt, die geringste Robustheit aufweist. Die Stabilität der Netzwerke steigt, wenn die Körpermassenabhängigkeit der Jagdkoeffizienten berücksichtigt wird (Modell 2) oder wenn die dynamischen Gleichungen für stadienstrukturierte Populationen verwendet werden (Modell 3). Die Kombination der realistischen Annahmen bezüglich Populationsstruktur und Interaktionsstärkeverteilungen (Modell 4) führt bemerkenswerterweise jedoch nicht zu einer weiteren Erhöhung der Stabilität: Die Robustheit sinkt unter den für Modell 3 gemessenen Wert und bleibt nur marginal über dem für Modell 2 gemessenen Wert.

Um zu untersuchen, wie sich die Netzwerkstruktur unter der Populationsdynamik ändert, wurde die Robustheit auch für die trophischen Ebenen einzeln berechnet. Das dritte und vierte trophische Level wurden dabei gemeinsam ausgewertet, da die Ergebnisse für das vierte Level aufgrund der geringen Zahl von Spezies auf diesem Level stark fluktuieren. Es zeigt sich, dass der stabilisierende Einfluss der Populationsheterogenität stark von der trophischen Ebene abhängt: Am größten ist er für Basalarten und nimmt sukzessive mit der Höhe der trophischen Position ab. Wenn die Jagdkoeffizienten von den Körpermassen der Räuber- und Beutespezies abhängen (Modelle 2 und 4), hat die Berücksichtigung von Populationsheterogenität sogar einen negativen Einfluss auf die Stabilität der Spezies auf den trophischen Ebenen 3 und 4. Im Gegensatz dazu erhöhen massenabhängige Jagdkoeffizienten im Fall homogener Populationen die Überlebenswahrscheinlichkeit der Spezies auf allen trophischen Ebenen (Modelle 1 und 2). Für stadienstrukturierte Populationen erhöhen massenabhängige Jagdkoeffizienten nur die Stabilität des ersten Levels (Modelle 3 und 4).

Die nicht über die Diversität gemittelte Darstellung der Ergebnisse (Abbildung 4.6) verdeutlicht den Einfluss heterogener Populationen noch in einer anderen Hinsicht: In den Modellen mit homogenen Populationen (Modelle 1 und 2) erhöht sich die mittlere Länge von Nahrungsketten in den Netzwerken unter dem Einfluss der Populationsdynamik noch weiter, da die Konsumenten auf dem dritten und vierten trophischen Level eine deutlich höhere Wahrscheinlichkeit zu überleben haben als die Basalarten und die Spezies auf dem zweiten Level. In den Modellen mit heterogenen Populationen (Modelle 3 und 4) kann man von einem derartigen Effekt dagegen nicht sprechen, da die Basalarten mit Abstand am robustesten sind und die Konsumenten auf den höchsten trophischen Ebenen nur eine geringfügig höhere Überlebenswahrscheinlichkeit haben als die Spezies auf dem zweiten Level. Dadurch werden die Nahrungsketten im Mittel ein wenig kürzer.

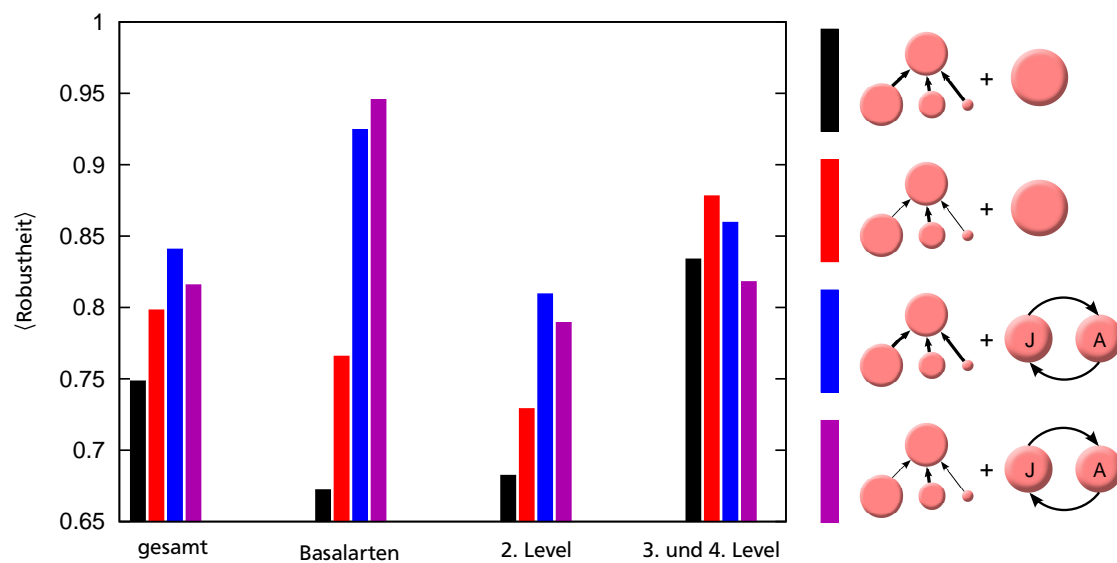


Abbildung 4.5: Totale Robustheit der Nahrungsnetze sowie der einzelnen trophischen Ebenen, gemittelt über die Diversität S . Schwarze Balken: Modell 1 (konstante Jagdkoeffizienten und homogene Populationen), rote Balken: Modell 2 (körpermassenabhängige Jagdkoeffizienten und homogene Populationen), blaue Balken: Modell 3 (konstante Jagdkoeffizienten und heterogene Populationen), violette Balken: Modell 4 (körpermassenabhängige Jagdkoeffizienten und heterogene Populationen).

Zuletzt zeigt sich in dieser Darstellung der Ergebnisse, dass in allen vier Modellen ein positiver Zusammenhang zwischen der Netzwerkgröße (der Diversität) und der Robustheit der Systeme besteht. Diese positive Diversitäts-Stabilitätsrelation entspricht der klassischen Auffassung über die Stabilität komplexer ökologischer Systeme [10, 11].

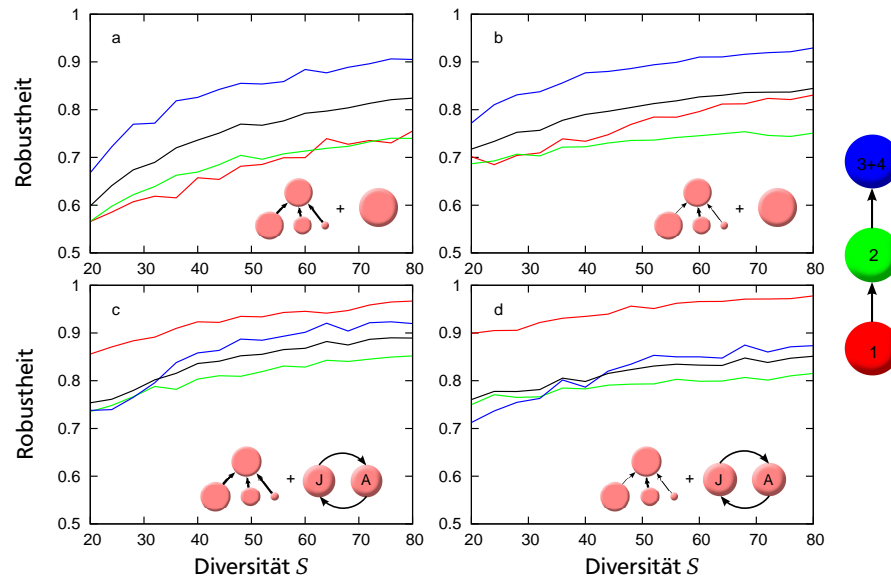


Abbildung 4.6: Robustheit der Nahrungsnetze als Funktion der Spezieszahl S . a: Modell 1, b: Modell 2, c: Modell 3, d: Modell 4. Die schwarze Linie gibt die totale Robustheit an. Die Robustheit der Basalarten ist rot dargestellt, die der Spezies auf dem zweiten trophischen Level ist grün und die der Spezies auf dem dritten und vierten trophischen Level ist blau.

Durch das Aussterben einiger Spezies können sich auch die eingangs untersuchten topologischen Eigenschaften der Netzwerke ändern. Es werden jedoch nur geringfügige Änderungen beobachtet, die im Wesentlichen die Robustheitsunterschiede der Spezies auf den verschiedenen trophischen Leveln und die erwähnten Tendenzen in der Änderung der Länge von Nahrungsketten widerspiegeln. Die ermittelten Werte stimmen daher weiterhin gut mit empirischen Daten überein (Tabelle 4.3). Die kumulativen Generalitäts- und Vulnerabilitätsverteilungen sowie die Interaktionsstärkeverteilungen ändern ihre Form nicht qualitativ, so dass auf eine Darstellung der Kurven verzichtet wird. Die Gradverteilungen fallen nach Berechnen der Populationsdynamik lediglich ein wenig schneller ab, da die ausgewerteten Netzwerke nun im Mittel aus weniger als 50 Spezies bestehen.

4.5 Diskussion

In diesem Teil der Arbeit wurde ein stochastisches Modell für die Topologie von Nahrungsnetzen entwickelt. Die Grundannahme des Modells ist, dass das Auftreten und die Stärke von trophischen Interaktionen wesentlich durch die relativen Körpermassen

der Spezies bestimmt sind. Die Regeln, nach denen die Links zwischen Räuber-Beute-Paaren gesetzt werden und die die Stärke der Interaktionen bestimmen, wurden aus empirischen Daten abgeleitet [39, 53, 151, 154]. Es konnte gezeigt werden, dass in einem derartigen körpermassenbasierten Modellierungsansatz realistische Annahmen bezüglich der Interaktionsstärkeverteilungen und der internen Struktur von Populationen die Stabilität der Artengemeinschaften erhöhen.

Eine Vielzahl von Arbeiten hat in den letzten Jahren deutlich gemacht, dass die Körpergröße der Arten eine wichtige Rolle bei der Strukturierung ökologischer Gemeinschaften [154, 155, 156] und bei der Stabilisierung ihrer Dynamik [48, 49] spielt. In den meisten theoretischen Studien wird die Körpergröße jedoch nur in den Gleichungen der Populationsdynamik berücksichtigt, in der Regel entsprechend dem bioenergetischen Ansatz von Yodzis und Innes [47], aber nicht in der Linkstruktur der Nahrungsnetze. Ausnahmen hiervon bilden das Modell von Loeuille und Loreau [41] sowie das *allometric diet breadth model* (ADBМ) von Petchey et al. [42] (siehe aber auch [149, 150]).

Die beiden genannten Modelle stellen wichtige Wegpunkte bei der Entwicklung realistischer, körpermassenbasierter Nahrungsnetzmodelle dar, allerdings sind sie aufgrund einiger sehr spezieller Annahmen nicht als Vorlage für die hier durchgeführten Untersuchungen geeignet. So nimmt das Modell von Loeuille und Loreau [41] einen konstanten absoluten Unterschied zwischen der Körpermasse der Prädatoren und ihrer bevorzugten Beutekörpergröße an, statt ein konstantes oder langsam mit der Prädatorengröße variierendes optimales Räuber-Beute-Massenverhältnis. Letzteres ist jedoch die geeignetere Annahme, wenn sich die Körpergrößen der Spezies einer Gemeinschaft um mehrere Größenordnungen unterscheiden. Darüberhinaus unterstützen empirische Untersuchungen zum Zusammenhang von Räuber- und Beutekörpermassen annähernd konstante Massenverhältnisse, wie sie in diesem Kapitel verwendet werden [39].

Das ADBМ hat dagegen den Nachteil, die Linkstrukturen der Netzwerke vollständig deterministisch zu erzeugen, d. h., sobald die Körpermassen der Spezies festgelegt sind, ist jeder Link durch die Regeln des Modells strikt vorgegeben. Die dabei verwendeten allometrischen Skalierungsrelationen für Handhabungszeiten und Jagdkoeffizienten sind außerdem möglicherweise nicht konsistent mit empirischen Daten [51, 52, 53, 54]. Zusätzlich legt eine kürzlich veröffentlichte Neuauswertung des Modells nahe, dass

	$\langle TL \rangle_{min}$	$\langle TL \rangle_{ds}$	C	T	I	B	Kannib.	Omniv.
Modell 1	2,49	3,18	0,23	0,07	0,86	0,07	0,04	0,67
Modell 2	2,42	3,89	0,23	0,06	0,86	0,08	0,04	0,68
Modell 3	2,29	3,07	0,21	0,07	0,80	0,13	0,20	0,81
Modell 4	2,25	2,99	0,21	0,08	0,78	0,14	0,20	0,79

Tabelle 4.3: Statistische topologische Eigenschaften der vier Nahrungsnetzmodelle nach Berechnen der Populationsdynamik. Angegeben sind die Mittelwerte der minimalen bzw. durchschnittlichen trophischen Level, des Verknüpfungsgrades (C), der Anteile der Top-Prädatoren (T), intermediären Arten (I) und Basalarten (B) sowie der Anteile kannibalistischer und omnivorer Arten. Die Daten wurden aus 10.000 Netzwerken ermittelt, die mit 50 Spezies initialisiert wurden.

die Regeln des ADBM unnötig kompliziert sind [43]. Zuletzt gehen beide Modelle wie das Nischenmodell [27] von eindimensionalen trophischen Nischenräumen aus, was eine oft kritisierte Vereinfachung ist [30]. Das hier entwickelte Modell vermeidet strikt zusammenhängende trophische Nischen auf der (eindimensionalen) Körpermassenachse dadurch, dass trophische Links nur mit einer gewissen, körpermassenabhängigen Wahrscheinlichkeit (Gleichung (4.1)) realisiert werden, wodurch Lücken in den trophischen Nischen möglich sind (vergleiche Abbildung 4.1).

In diesem Modell wird angenommen, dass die bevorzugte Beutegröße mit der Körpergröße der Räuber wie ein Potenzgesetz zunimmt: $m_{opt,i}(m_i) = b_1 m_i^{b_2}$. Da b_2 kleiner als 1 ist, nimmt das optimale Räuber-Beute-Größenverhältnis ebenfalls langsam mit der Körpermasse der Räuber zu. Dies entspricht den Trends, die in einer großen empirischen Datenbasis gefunden wurden [39], allerdings gibt es auch neuere Erkenntnisse, die bei zunehmender Räubergröße eher für einen kleiner werdenden Unterschied zwischen Räubern und ihren Beuten sprechen [157]. Dass die Nischenbreite der Prädatoren, also das Intervall auf der Körpermassenachse, das ihre Beutespezies überspannen und das durch $\sigma_i(m_i) = b_3 \ln(m_i)$ abgeschätzt werden kann, ebenfalls mit der Körpermasse ansteigt, ist durch die in [154] beschriebenen Ergebnisse motiviert. Dort heißt es, dass im Mittel die Größe der größten Beute schneller ansteigt als die der kleinsten.

Die generelle Verteilung der Körpermassen der Spezies ist [151] entnommen. Eine unimodale, logarithmische Normalverteilung, die ca. 16 Größenordnungen überspannt, entspricht den dort für Fließgewässer-Systeme angegebenen Daten. Das koinzidiert mit der Beobachtung, dass die Vulnerabilitäts- und Generalitätsverteilungen in dem hier verwendeten Modell ebenfalls den in Fließgewässer-Nahrungsnetzen gefundenen Verteilungen entsprechen, aber deutliche Abweichungen von denen der Nahrungsnetze in anderen Habitattypen aufweisen [28, 151]. Es sei hier allerdings noch einmal darauf hingewiesen, dass die Werte der Parameter $b_{1,2,3}$, die die Struktur der Nahrungsnetze bestimmen, nicht angepasst wurden, um diese Verteilungen zu reproduzieren, sondern nur um den oben beschriebenen generellen Trends zu genügen.

In einer sehr aktuellen Arbeit haben Hartvig et al. ein Nahrungsnetzmodell entwickelt, dass ebenfalls auf Körpermassen basiert und dabei sogar die kontinuierliche Größenstruktur der Populationen berücksichtigt [95]. Das Modell ist mehr auf marine Systeme ausgerichtet, und die Analyse ist auf die Reproduktion der Größenspektren einzelner Spezies sowie gesamter Artengemeinschaften fokussiert statt auf die Netzwerkeigenschaften der interagierenden Gemeinschaften. Die in der Arbeit beobachtete relativ geringe Robustheit (im Mittel überleben lediglich 5 von anfänglich 30 Arten) unterstreicht, wie schwierig es ist, stabile Systeme mit vielen strukturierten Populationen zu erhalten (was auch aus theoretischen Studien zu kleineren Systemen bekannt ist [158]). Es stellt sich daher die Frage, warum in dieser Arbeit das gegenteilige Ergebnis erhalten wird und Nahrungsnetze mit heterogenen Populationen sogar noch stabiler sind als ihre traditionellen Gegenstücke mit homogenen Populationen.

Eine naheliegende Hypothese ist, dass der Stabilitätsunterschied lediglich auf Unterschiede in der Netzwerktopologie zurückzuführen ist. In allen vier Modellvarianten steigt die Robustheit mit der durch die Spezieszahl S gegebenen Komplexität der Systeme an. Da die Netzwerke mit stadienstrukturierten Populationen per Konstruktion

eine höhere Komplexität aufweisen als die Netzwerke mit unstrukturierten Populationen (sie bestehen aus $2S$ statt S Knoten), ist es möglich, dass die größere Stabilität im Fall strukturierter Populationen lediglich eine Folge der höheren Komplexität der entsprechenden Netzwerke ist. Zudem verteilen sich die Spezies unterschiedlich auf die trophischen Ebenen, was ebenfalls einen Einfluss auf die Stabilität der Systeme haben kann.

Diese Hypothese lässt sich leicht testen, indem man Nahrungsnetztopologien mit den Regeln für stadienstrukturierte Populationen erzeugt (die also $2S$ Knoten mit einer Körpermassenverteilung wie für S adulte Populationen und S dazugehörige Juvenilstadien haben), die Populationsdynamik allerdings mit der Gleichung (4.2) für unstrukturierte Populationen statt mit den Gleichungen (2.24) für strukturierte Populationen berechnet. Diese Kombination von stadienstrukturierter Nahrungsnetztopologie mit klassischer Populationsdynamik beschreibt zwar kein realistisches Szenario, stellt aber eine direkte Möglichkeit dar, den Einfluss der Netzwerktopologie zu identifizieren. Tatsächlich stellt sich dabei heraus, dass die Robustheit in diesem Fall im Mittel sogar noch geringer ist als in den Modellen 1 und 2 und darüber hinaus mit der Netzwerkgröße abnimmt (Abbildung 4.7). Damit ist gezeigt, dass die Unterschiede in der Netzwerkstruktur die höhere Stabilität der Nahrungsnetze mit strukturierten Populationen (Modelle 3 und 4) nicht erklären können.

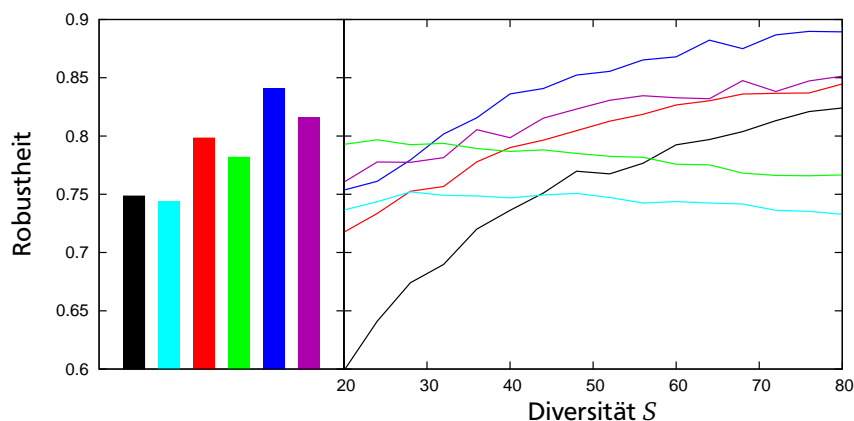


Abbildung 4.7: Robustheit der Nahrungsnetze, gemittelt (links) und als Funktion der Spezieszahl S (rechts). Die Farbkodierung ist wie in Abbildung 4.5. Die hellblauen und grünen Balken bzw. Linien geben die Robustheit der artifiziellen Modelle an, die die Netzwerktopologie von Systemen mit strukturierten Populationen mit den dynamischen Gleichungen für homogene Populationen verbinden. Hellblau: konstante Jagdkoeffizienten, grün: körpermassenabhängige Jagdkoeffizienten.

Es sind jedoch auch einige Unterschiede in der Dynamik strukturierter und unstrukturierter Populationen bekannt, die helfen, dieses Ergebnis zu verstehen. Die Analyse der Populationsdynamik einzelner stadienstrukturierter Populationen hat gezeigt, dass die Population in Abhängigkeit von einem externen Parameter wie beispielsweise der Mortalitätsrate entweder durch das juvenile oder durch das adulte Stadium dominiert

sein kann (Kapitel 3 und [139]). Wie in Kapitel 3 dargestellt, ist die Gesamtpopulation dann entweder durch die langsame Reifung der Individuen (im Fall juveniler Dominanz) oder durch eine geringe Reproduktionsrate (bei adulter Dominanz) limitiert, da eine große stadienspezifische Biomassendichte mit starker Konkurrenz um knappe Nahrungsressourcen innerhalb des entsprechenden Stadiums einhergeht und die Biomassenproduktionsrate pro Kopf entsprechend sehr gering ist. In den Untersuchungen in diesem Kapitel spielt das die Spezies umgebende Netzwerk die Rolle des externen Parameters.

Die interne Flexibilität der strukturierten Population erlaubt es einer Spezies, sich zu einem gewissen Grad an variierende Beutedichten oder Prädationsdrücke anzupassen und somit ihre Überlebenswahrscheinlichkeit zu erhöhen. Wenn z. B. das juvenile Stadium einer Population stark gejagt wird, wird die Biomasse dieses Stadiums abnehmen. Dadurch kann die Abundanz der Beute dieses Stadiums ansteigen, so dass die Nahrungsaufnahmerate der überlebenden juvenilen Individuen und damit ihre Wachstumsrate stark ansteigt. Die Juvenilen können somit schnell aus dem stark gejagten Stadium herauswachsen und als Adulte der Prädation entkommen. Durch die Stadienstruktur entsteht somit eine Art ontogenetisches Refugium für Beutespezies.

Andere Studien haben darüber hinaus gezeigt, dass die Populationsflexibilität von Spezies mit strukturierten Populationen nicht nur ihre eigene Überlebenswahrscheinlichkeit erhöht, sondern auch positive Effekte auf das trophische Level über ihnen (also für ihre Prädatoren) haben kann [90]. Dabei verändert das Zusammenspiel von zwei Prädatorspezies die Populationsstruktur einer gemeinsamen, stadienstrukturierten Beutepopulation derart, dass beide Prädatoren überleben können.

Bei dem beschriebenen Mechanismus handelt es sich um ein passives Ausweichverhalten der Beute gegenüber den Prädatoren, da die Anpassung der Populationsstruktur automatisch aus dem Zusammenspiel der biologischen Raten der Beutespezies mit ihren Umweltbedingungen (z. B. einem gegebenem Prädationsdruck) entsteht. Dass dies die Überlebenswahrscheinlichkeit der Beutespezies erhöhen kann, ist umso bemerkenswerter, wenn man bedenkt, dass aktives Anti-Prädatoren-Verhalten die Überlebenswahrscheinlichkeit der Beutespezies (bzw. ihre Populationswachstumsrate) in der Regel nicht erhöht [22].

In den hier gezeigten Simulationsergebnissen weisen die Modelle mit heterogenen Populationen eine höhere Robustheit der Spezies auf den beiden unteren trophischen Ebenen auf, während die Konsumenten auf dem dritten und vierten trophischen Level ebenso wahrscheinlich austerben wie die in den Modellen mit homogenen Populationen (Abbildung 4.5). Dies zeigt noch einmal, dass die Möglichkeit, Prädation durch Populationsflexibilität zu entkommen, tatsächlich einen wichtigen Mechanismus darstellt, der die Stabilität der Nahrungsnetze erhöht. Für die Spezies auf den höheren trophischen Ebenen stellt sich die Situation dagegen etwas anders dar: Die meisten von ihnen haben zwar auch Prädatoren (30% bis 45% aller Spezies sind auf dem dritten oder vierten trophischen Level, aber lediglich 2% bis 5% aller Spezies sind Top-Prädatoren, die selbst nicht gejagt werden), allerdings sind die Spezies auf den höheren trophischen Ebenen häufiger von Nahrungsmangel aufgrund zu geringer Beuteabundanzen oder gar gänzlich ausgestorbener Beutepopulationen betroffen (man beachte, dass die

Spezies auf dem zweiten trophischen Level im Mittel die geringste Robustheit haben). Da eine stadienstrukturierte Population aber nur dann überleben kann, wenn beide Stadien ausreichend Nahrung finden, um wenigstens zeitweise eine positive Netto-Biomassenproduktionsrate zu haben, hat sie eine statistisch höhere Wahrscheinlichkeit, aufgrund von Ressourcenmangel auszusterben als eine unstrukturierte Population.

Dass das Körpermassenverhältnis von Räuber- und Beutespezies einen starken Einfluss auf die Jagdkoeffizienten hat, wurde in empirischen und experimentellen Studien mehrfach nachgewiesen [51, 52, 53, 54]. Dennoch wurde der Effekt körpermassenabhängiger Jagdkoeffizienten auf die Stabilität komplexer Nahrungsnetze noch nicht systematisch untersucht. In diesem Kapitel wurde gezeigt, dass nicht nur die interne Struktur von Populationen, sondern auch realistische Annahmen über die Körpermassenabhängigkeit der Interaktionsraten die Stabilität von Nahrungsnetzen erhöhen (vergleiche Modelle 1 und 2 in Abbildung 4.5).

Körpermassenabhängige Jagdkoeffizienten verschieben die Verteilung der Interaktionsstärken insgesamt zu etwas kleineren Werten und verbreitern die Verteilung an ihrem unteren Ende. Die Breite der Verteilung wird zwar insgesamt im Wesentlichen durch die unterschiedlichen Körpermassen (und damit durch die unterschiedlichen metabolischen Raten) der Prädatoren bestimmt und nur ein kleiner Teil hängt letztlich von den Jagdkoeffizienten ab. Allerdings wurde sowohl anhand kleiner Nahrungsnetzmodule [34, 159] als auch für größere Netzwerke [35] nachgewiesen, dass schon wenige schwache Interaktionen ausreichen können, um das dynamische Verhalten der Populationen zu stabilisieren und ihre Überlebenswahrscheinlichkeit zu erhöhen. Voraussetzung dafür ist jedoch, dass die schwachen Interaktionen in speziellen Link-Konfigurationen wie z. B. langen Schleifen im Nahrungsnetz auftreten und nicht zufällig verteilt sind. Letzteres scheint sich ab einer bestimmten Netzwerkgröße eher negativ auf die Stabilität der Nahrungsnetze auszuwirken [36].

Durch die unimodalen, körpermassenabhängigen Jagdkoeffizienten werden hier tatsächlich auch nicht zufällig ausgewählte Interaktionsraten verringert, sondern gerade die Linkstärkemuster erzeugt, von denen bekannt ist, dass sie Stabilität bedingen. Die Funktion, die die Abhängigkeit der Jagdkoeffizienten von Räuber- und Beutekörpermasse beschreibt, ist identisch mit der Funktion, die die Wahrscheinlichkeit bestimmt, mit der die Links überhaupt erst realisiert werden. Daher wird die Mehrheit der trophischen Interaktionen durch die Körpermassenabhängigkeit der Jagdkoeffizienten nicht oder nur wenig abgeschwächt. Dies ist wichtig, da diese starken Links das Rückgrat des Biomassentransportnetzwerks bilden, das benötigt wird, um auch die Spezies auf den höheren trophischen Ebenen mit ausreichend Nahrung zu versorgen. Die (wenigen) Links mit extremem Körpermassenverhältnis, die omnivoren trophischen Interaktionen zugeordnet sind, werden dagegen deutlich abgeschwächt. Dies sind aber gerade die Links, die die Populationsdynamik komplexer und damit potentiell instabiler machen [34] oder die zum Aussterben anderer Spezies führen [159], wenn sie zu stark sind.

Dynamische Nahrungsnetzmodelle mit zwei ontogenetischen Stadien stellen sicherlich einen Fortschritt gegenüber den klassischen Modellen dar, die nur Reproduktion, Prädation und Mortalität als dynamische Prozesse berücksichtigen, aber individuelles Wachstum und Reifung vernachlässigen. Zusammen mit einer konsistent kör-

permassenbasierten Netzwerkstruktur können diese Modelle Effekte wie ontogenetischen Nahrungswechsel oder ontogenetische Omnivorie realistisch beschreiben. Eine Beschränkung auf lediglich zwei Stadien ist allerdings nur für bestimmte Speziesgruppen wie etwa Insekten mit vollständiger Metamorphose oder Amphibien eine gute Näherung. Eine genauere Beschreibung des somatischen Wachstums der Individuen könnte mit der Modellierung mehrerer juveniler Stadien (mit den in Kapitel 3 eingeführten Gleichungen) erreicht werden. Mit der Modellierung mehrerer adulten Stadien könnte man zudem von der strikten Vorgabe abweichen, dass adulte Individuen nicht mehr wachsen und die gesamte netto zur Verfügung stehende Biomassenproduktion in Reproduktion investieren. Davon abweichendes Verhalten wird z. B. in vielen iteroparen (sich mehrmals fortpflanzenden) Fischarten beobachtet (siehe Kapitel 5). Mit diesen Erweiterungen des dynamischen Modells ließen sich auch Spezies ohne diskreten ontogenetischen Nischen- oder Habitatwechsel hinreichend genau beschreiben. Wie in Kapitel 3 jedoch dargestellt wurde, kann dies aufgrund der Regulationsverzögerung in reifungsregulierten Populationen die Dynamik der Systeme grundlegend verändern.

Das Auftreten der in Kapitel 3 diskutierten alternativen stabilen Zustände lässt sich in großen Netzwerken, wie sie hier betrachtet wurden, nur schwer untersuchen. Als vorläufiger Test, um abzuschätzen, wie häufig dieses Phänomen auftritt, wurden mit 20 verschiedenen Netzwerktopologien mit 20 stadienstrukturierten Spezies jeweils 20 Simulationsläufe mit unterschiedlichen, zufälligen Startwerten der Biomassendichten ausgewertet. Unterschiedliche Simulationsergebnisse bei anfänglich identischer Netzwerktopologie waren dabei fast immer auf unterschiedliche Mengen überlebender Spezies zurückzuführen. Alternative stabile Populationszustände bei ansonsten identischer finaler Netzwerkconfiguration wurden nur in einem der untersuchten Netzwerke gefunden.

Ein zwar nicht im Fokus der hier durchgeführten Untersuchungen stehendes, aber dennoch bemerkenswertes Ergebnis ist, dass die Stabilität der Nahrungsnetze in allen vier Modellvarianten mit der Diversität S zunimmt. Dieses Resultat entspricht der klassischen Auffassung empirischer Ökologen [10, 11, 12], wird aber nur selten in theoretischen Arbeiten gefunden [15, 20, 22]. Die positive Relation zwischen Stabilität und Diversität der Systeme kann zum einen der Netzwerkstruktur zugeschrieben werden, die sich an ökologischen Beobachtungen orientiert statt zufällig zu sein, sowie der allometrischen Skalierung der metabolischen Raten mit der Körpermasse [48, 49]. In diesem Kapitel wurde nun nachgewiesen, dass ein Teil der Stabilität realer Nahrungsnetze auch durch die Struktur der Interaktionsstärken, die durch die Räuber-Beute-Massenabhängigkeit der Jagdkoeffizienten entsteht, sowie durch die ontogenetische Stadienstruktur der Populationen, die den Nahrungsnetzen auf der Ebene der Populationen zusätzliche Flexibilität verleiht, erklärt werden kann.



5 Dynamik altersstrukturierter Populationen am Beispiel pazifischer Sockeye-Lachse

Im letzten Teil dieser Arbeit wird ein Modell für Populationen mit diskreter Altersstruktur entwickelt. Anders als in den vorigen beiden Kapiteln dient dies nicht an erster Stelle der Untersuchung generischer Eigenschaften abstrakter Systeme, sondern der Beschreibung einer konkreten Artengemeinschaft. Im Zentrum stehen hierbei die pazifischen Sockeye-Lachse und die Ökosysteme ihrer Brutseen im Flusssystem des Fraser River in British Columbia, Kanada. Diese Lachspopulationen weisen periodische Oszillationen mit einer relativen Amplitude von bis zu 4 Größenordnungen auf, deren Ursache trotz mehr als hundertjähriger Forschung noch immer nicht vollständig verstanden ist. Mit dem hier entwickelten Modell kann gezeigt werden, dass die Oszillationen ein Attraktor der Populationsdynamik sind, der durch eine starke Resonanz in der Nähe einer Neimark-Sacker-Bifurkation entsteht.

5.1 Zyklische Dominanz in Sockeye-Populationen

Sockeye-Lachse (*Oncorhynchus nerka*) sind semelpare, anadrome Wanderfische, d. h. sie pflanzen sich nur einmal fort, laichen im Süßwasser und verbringen zumindest einen Teil ihres Lebens im Ozean. Die Lachse schlüpfen in klaren, sauerstoffreichen Gewässern (in der Regel Gebirgsbäche oder -flüsse) und wachsen zunächst für ein bis zwei Jahre im Süßwasser auf. Danach wandern sie in den Ozean, wo sie weiter heranwachsen. Im Alter von drei bis sechs Jahren sind die Fische ausgewachsen und die Geschlechtsreife setzt ein. Die Lachse wandern zum Laichen in genau die Gewässer, in denen sie selbst geschlüpft sind, und sterben, kurz nachdem sie sich fortgepflanzt haben. Dadurch lässt sich die Spezies in eine Vielzahl genetisch weitgehend voneinander isolierter Laichpopulationen unterteilen, die aus den Fischen bestehen, die sich ein bestimmtes Laichgebiet teilen und zwischen denen somit genetischer Austausch stattfindet. Wenn es zudem eine dominante Generationendauer gibt, lassen sich die Laichpopulationen weiter in einzelne Brutlinien oder -jahrgänge unterteilen, die aus den Fischen einer Laichpopulation gebildet werden, die im gleichen Jahr laichen und deren Nachkommen wieder nahezu alle im gleichen Jahr laichen. Die Laichgewässer befinden sich oft in Flusssystemen, die große Seen aufweisen. Diese Seen dienen den Junglachsen während ihrer Süßwasserphase als Habitat, weshalb sie im englischen Sprachgebrauch oft als *nursery lakes* bezeichnet werden.

Gemessen an der Zahl adulter Fische, die aus ihm hervorgehen, ist der Fraser River in British Columbia, Kanada, einer der wichtigsten Lachsflüsse weltweit. In manchen Jahren treten mehr als 10 Millionen Fische die Wanderung zu ihren Laichgründen an [160], zum Teil wird von historischen Höchstständen der Population von bis zu 100 Millionen Fischen gesprochen [161]. Diese Zahlen werden jedoch nicht konstant erreicht, sondern weisen eine der bemerkenswertesten Populationsoszillationen auf, die im Tierreich beobachtet werden (Abbildung 5.1) [101, 161, 162]. Von den Höchstständen, die

mit großer Regelmäßigkeit alle 4 Jahre auftreten, nimmt die Anzahl adulter Lachse in den folgenden drei Jahren um zwei bis drei Größenordnungen, in einigen Laichpopulationen sogar noch stärker, ab [163]. Oft folgt auf den stärksten (dominanten) Jahrgang ein mittelstarker, subdominant genannter Jahrgang, der von zwei sehr schwachen nicht dominanten Jahrgängen gefolgt wird (Abbildung 5.1, Shuswap, Quesnel und Stuart Lakes); andere Muster wie z. B. ein konsekutiver Anstieg der Populationsgröße innerhalb einer Periode sind aber auch möglich (Abbildung 5.1, Chilko Lake). Nur in wenigen Laichpopulationen wie z. B. der des Harrison Lake (nicht dargestellt) wird kein regelmäßiges periodisches Muster beobachtet. Diese Populationsoszillationen werden als zyklische Dominanz (*cyclic dominance*) bezeichnet und sind seit dem Ende des 19. Jahrhunderts unter anderem aus den periodisch schwankenden Zahlen produzierter Fischkonserven [99], aber auch aus Berichten der eingeborenen Bevölkerung bekannt [161].

Die Periodendauer entspricht der dominanten Generationendauer der meisten Sockeye-Laichpopulationen im Fraser River, so dass die Lachse eines dominanten Jahrgangs die Nachkommen des vorhergehenden dominanten Jahrgangs sind. Ein nicht zu vernachlässigender Anteil der Sockeyes, in der Größenordnung von ca. 10%, laicht jedoch erst im Alter von 5 Jahren. Dies führt zu einer Durchmischung der Brutlinien, die zu einem Angleichen ihrer Populationszahlen führen sollte. Zudem wird häufig angenommen, dass die Produktivität einer Population (die Anzahl produzierter Nachkommen pro Weibchen) in Jahrgängen mit kleinerer Populationsgröße größer ist als in den starken Jahrgängen [160, 164]. Die Frage ist daher, wie sich die großen Unterschiede zwischen den Brutlinien trotz dieser ausgleichenden Mechanismen über derartig lange Zeiträume erhalten konnten.

Die Ursache der Oszillationen bzw. der Mechanismus, der sie stabilisiert, ist Gegenstand fortdauernder Forschung. Eine Vielzahl von Erklärungen wurde vorgeschlagen, darunter transiente Effekte oder stochastische Einflüsse [102], Prädation, die zu einem Allee-Effekt führt [165], Auswirkungen der kommerziellen Fischerei im Ozean [104], oder genetische Effekte [100, 103]. Aus verschiedenen Gründen können diese Erklärungsversuche jedoch nicht vollständig überzeugen [101, 100]. Da die Oszillationen der wichtigsten Laichpopulationen nicht in Phase sind (Abbildung 5.1), lassen sich marine Einflüsse ausschließen und es liegt nahe, die Ursache für die Oszillationen in den Brutseen zu suchen. Hierfür wird ein dynamisches Modell entwickelt, das die Populationsdynamik der Sockeye-Brut sowie der wichtigsten mit ihr interagierenden Spezies (ihre Ressourcen, Prädatoren und Nahrungskonkurrenten) beschreibt.

5.2 Das Nahrungsnetz der Brutseen

Da die Brutseen der Sockeye-Lachse in der Regel sehr nährstoffarm (oligotroph) sind, beheimaten sie oft nur wenige Fischarten. Das betrachtete Nahrungsnetz (Abbildung 5.2) enthält daher auch nur wenige Spezies als Knoten. An der Basis steht Phosphor als limitierender chemischer Nährstoff. Seine Verfügbarkeit begrenzt das Wachstum des Phytoplanktons, welches wiederum als Nahrung für das Zooplankton (hauptsächlich Daphnien) dient. Die Sockeye-Brut konkuriert mit einer weiteren Lachsart, den

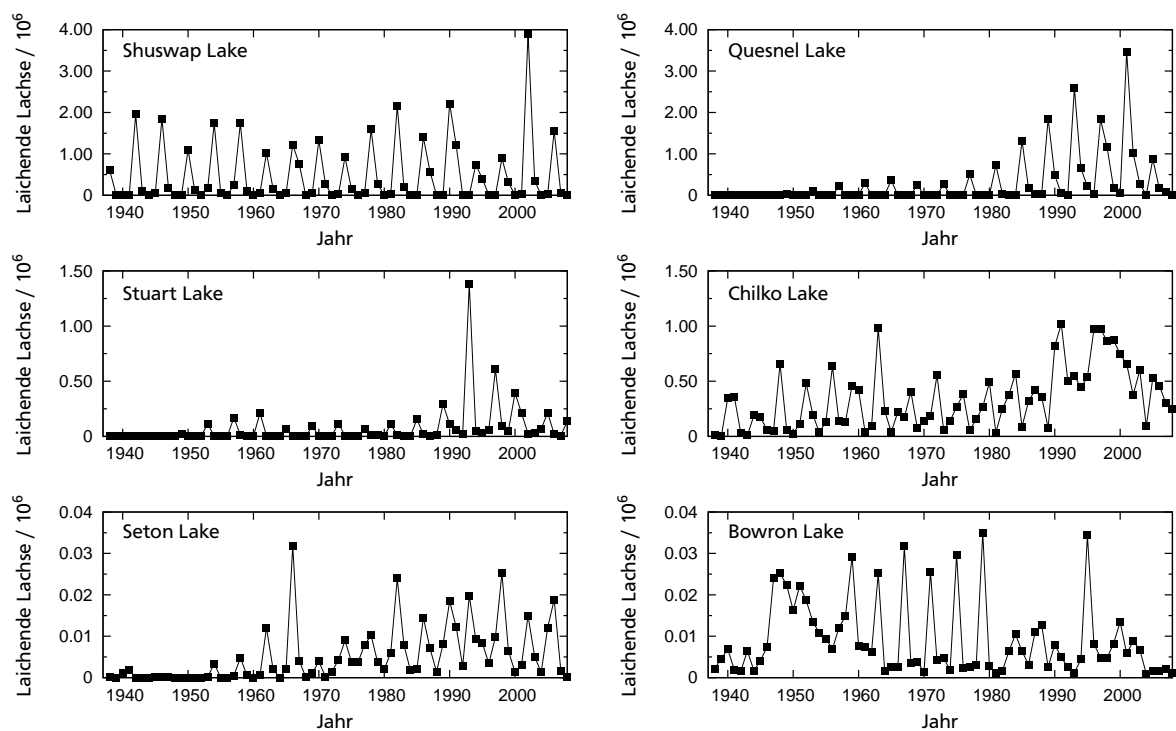


Abbildung 5.1: Anzahl laichender Sockeye-Lachse in 6 Seen im Fraser-Flusssystem. Dargestellt ist das sogenannte *escapement*, d. h. die Anzahl der Fische, die der Fischerei an der Flussmündung entkommen und tatsächlich laichen können.

Kokanee-Lachsen, um das Zooplankton. Kokanees sind genetisch sehr eng mit den Sockeyes verwandt und unterscheiden sich in ihrem Lebenszyklus insbesondere dadurch von ihnen, dass sie nicht in den Ozean wandern, sondern ihr gesamtes Leben in den Süßwasserseen verbringen. Ähnlich wie die Sockeyes werden sie in der Regel im Alter von 4 Jahren geschlechtsreif und laichen nur einmal in ihrem Leben. Die Brutfische der beiden Lachsarten haben nahezu identische Körpergrößen (in der Regel zwischen 1g und 4g) und sind auch sonst äußerlich kaum voneinander zu unterscheiden [168]. Die Kokanees wachsen jedoch nicht so stark wie die Sockeyes (große Exemplare werden nur einige hundert Gramm schwer, während ausgewachsene Sockeye-Lachse im Mittel ca. 2,5kg wiegen) und ernähren sich Zeit ihres Lebens von Zooplankton. Sowohl die Sockeye-Brut als auch die Kokanees werden von Regenbogenforellen gejagt, die in den betrachteten Seen Größen von über einem Meter erreichen können. Die größten Exemplare dieser Art können daher auch ausgewachsene Kokanees konsumieren. Als zusätzliche Nahrungsquelle stehen den Regenbogenforellen Insekten zur Verfügung.

Die Sockeye-Lachse der Laichpopulationen im Fraser River wandern zum größten Teil bereits nach einem Jahr in den Ozean. Ab diesem Zeitpunkt sind sie nicht mehr Teil des Nahrungsnetzes, da sie auch bei der Rückkehr zu ihren Laichplätzen keine Nahrung mehr zu sich nehmen. Ihre Kadaver dienen den Ökosystemen der oligotrophen Brutseen jedoch als wichtige Quelle für Nährstoffe. Über ihre Nahrung nehmen die Sockeye-Lachse unter anderem Phosphor aus dem Meer auf, der bei der Zersetzung der Lachskadaver frei wird und in die flussabwärtsgelegenen Brutseen gespült wird. Nach der Rückkehr eines dominanten Jahrgangs kann sich die Phosphorkonzentration in den Seen dadurch verdoppeln, verglichen mit Jahren, in denen vernachlässigbar wenige Sockeyes zum Laichen zurückkehren [166]. Die Bedeutung der durch die Lachse aus dem Ozean transportierten Nährstoffe für terrestrische und aquatische Ökosysteme allgemein ist in [167] zusammengefasst. In den Brutseen kommen z. T. noch weitere Fischarten vor, die entweder Nahrungskonkurrenten oder Prädatoren der Lachse sind. Allerdings ist deren Häufigkeit im Vergleich zu den oben aufgeführten Arten in der Regel so gering, dass ihr Einfluss auf die Populationsdynamik der Sockeyes und der Kokanees vernachlässigbar ist.

Da die betrachteten Fischarten zu festgelegten Zeiten im Jahr laichen (die beiden Lachsarten im Herbst und die Regenbogenforellen im Frühjahr) treten die Individuen nur in diskreten Alterskohorten auf. Um die unterschiedlichen Beutepräferenzen der Kohorten bzw. deren Verwundbarkeit gegenüber Prädation berücksichtigen zu können, werden die Kohorten in diesem Modell als unabhängige Netzwerkknotten betrachtet (Abbildung 5.3). Die Unterschiede in den trophischen Interaktionen der Altersklassen lassen sich wie in den vorigen Kapiteln dieser Arbeit durch die unterschiedlichen Körpermassen erklären.

Ihre ersten Lebensjahre verbringen die Regenbogenforellen in den Bächen oder Flüssen, in denen sie geschlüpft sind, so dass die kleinsten in den Seen vorkommenden Regenbogenforellen in der Regel zwei bis drei Jahre alt sind. In diesem Alter ernähren sie sich noch vorwiegend von Insekten. Erst wenn sie größer werden, stellen die Sockeye-Brut und die Kokanees eine attraktive Nahrungsalternative für sie dar. Die ältesten und größten Regenbogenforellen bevorzugen dabei aus energetischen Grün-

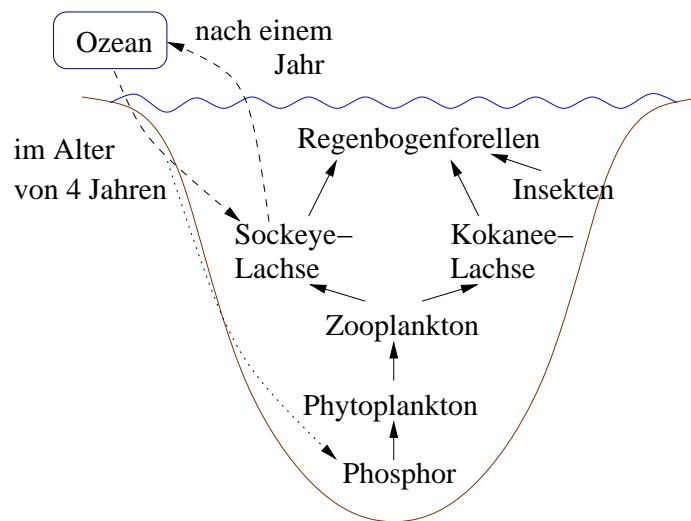


Abbildung 5.2: Modellnahrungsnetz der Lachsbrutseen. Die Sockeye-Lachse sind nur im ersten Jahr ihres Lebens Teil des Nahrungsnetzes und wandern danach in den Ozean (gestrichelte Linien). Die adulten Sockeye-Lachse sterben, nachdem sie gelaicht haben und führen dem See dadurch Nährstoffe zu (gepunktete Linie).

den die höheren Altersklassen der Kokanees. Aufgrund ihrer ungleich höheren Abundanz stellt die Sockeye-Brut zumindest in Jahren mit einem dominanten Brutjahrgang dennoch auch für die älteren Forellen den Großteil der tatsächlich aufgenommenen Nahrung dar. Die Regenbogenforellen werden meist im Alter von 6 Jahren geschlechtsreif und können sich im Gegensatz zu den Lachsen mehrfach fortpflanzen.

Von diesem Nahrungsnetz ausgehend werden zwei Ansätze entwickelt, mit denen die Populationsdynamik der Sockeye-Lachse untersucht werden soll. Der erste besteht in der direkten numerischen Simulation des vollständigen betrachteten Netzwerks mit dem Ziel, die in den natürlichen Systemen beobachtete Dynamik möglichst genau nachzubilden. Die Parameter, die in die dynamischen Gleichungen eingehen, wie z. B. die Körpergrößen der betrachteten Spezies bzw. Kohorten oder die Präferenzen von Prädatoren für bestimmte Ressourcen, werden dafür, soweit dies möglich ist, aus empirischen Daten abgeschätzt. Im zweiten Ansatz wird ein reduziertes System betrachtet, das sich soweit vereinfachen lässt, dass es den Zugang zu einer analytischen Betrachtung des Problems öffnet.

5.3 Direkte numerische Simulation des Brutsee-Nahrungsnetzes

Um die im Jahresverlauf stark schwankende Primärproduktion von Biomasse durch das Phytoplankton ebenso wie die diskrete Fortpflanzung der Fischarten korrekt modellieren zu können, wird die Populationsdynamik der Spezies nicht wie in den vorigen Kapiteln dieser Arbeit allein durch gewöhnliche Differentialgleichungen beschrieben. Kontinuierliche Gleichungen der Form (2.19) werden nur während der Wachstumssaison (ungefähr von Mai bis Oktober), in der es warm und hell genug ist, damit das Phyto-

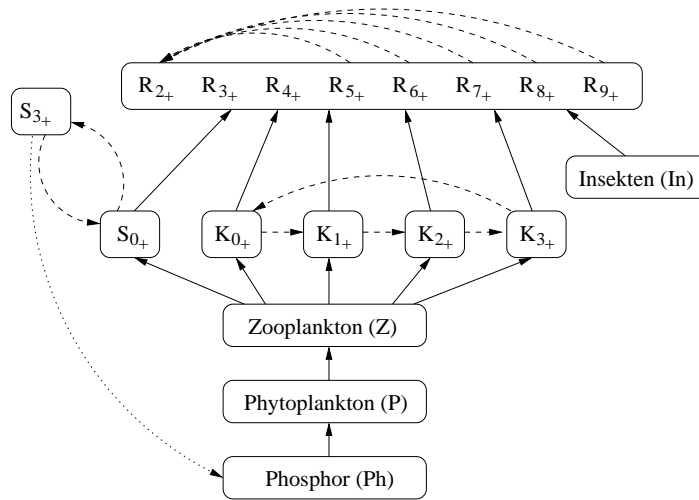


Abbildung 5.3: Schematische Darstellung des Brutsee-Nahrungsnetzes, in dem die Alterskohorten der Fischarten Knoten des Netzwerks sind. Zur besseren Übersichtlichkeit wurden die Kohorten der Regenbogenforellen zusammengefasst. Pfeile mit durchgezogenem Schaft stellen trophische Interaktionen dar, gestrichelte Linien stehen für Biomassenfluss durch Alterung bzw. Reproduktion und die gepunktete Linie stellt den Nährstoffeintrag durch die adulten Sockeye-Lachse dar. Die Bezeichnung der Altersklassen mit den Indizes i_+ , in der i die vollendeten Lebensjahre angibt, entspricht der in der Literatur üblichen Konvention.

plankton wachsen kann, iteriert. Sie fassen den Verlust von Individuen durch Prädation oder Mortalität und das Wachstum der überlebenden Individuen durch Nahrungsaufnahme zusammen.

Der Zeitraum zwischen zwei Wachstumssaisons, in dem die Fische laichen, aber körperlich nahezu nicht wachsen, wird durch eine diskrete Aktualisierung der Populationen zusammengefasst. Aus den Biomassen der reproduktionsfähigen Kohorten einer Art wird mit Hilfe empirischer Daten ihre effektive Fertilität (d. h. die Biomasse des erzeugten Nachwuchses) ermittelt. Parallel dazu wird aus der Biomasse der adulten Sockeyes die Menge des in den See eingetragenen Phosphors berechnet, der die Biomasse des im nächsten Jahr verfügbaren Phytoplanktons bestimmt.

5.3.1 Kontinuierliche Dynamik während der Wachstumssaison

Während der Wachstumssaisons, von $t = 0$ bis $t = T$, wird die Dynamik der Biomassendichten B_i ¹ der Spezies bzw. Kohorte i durch Differentialgleichungen der Form

$$\frac{dB_i(t)}{dt} = \lambda_i \sum_{j \in R_i} g_{ij} B_j - \sum_{k \in P_i} g_{ki} B_k - \alpha_i B_i \quad (5.1)$$

¹ Diese Bezeichnung der Biomassen wird nur in den allgemeinen Gleichungen gewählt. Wenn auf eine bestimmte Spezies oder Kohorte verwiesen wird, wird sie entsprechend Abbildung 5.3 bezeichnet.

beschrieben. Der Parameter der Respirationsrate, α_i , umfasst auch die Hintergrundmortalitätsrate, die Effekte wie die Sportfischerei beinhaltet. Als funktionelle Antwort wird der Beddington-De Angelis-Typ (Gleichung (2.10))

$$g_{ij} = I_i \frac{f_{ij} B_j}{1 + \sum_{l \in R_i} \tilde{h}_l f_{il} B_l + \sum_{m \in K_i} c_{im} B_m} \quad (5.2)$$

verwendet, wobei hier Interferenz-Konkurrenz nicht nur zwischen den Individuen einer Art bzw. Kohorte auftritt, sondern auch zwischen Spezies bzw. Kohorten, die sich eine Ressource teilen. Es wird angenommen, dass die Konkurrenz umso schwächer ist, je größer der Altersunterschied (und damit der Körpergrößenunterschied) ist:

$$c_{K_{i+} K_{m+}} = c_{R_{i+} R_{m+}} = 2^{-|i-m|}. \quad (5.3)$$

Ferner wird angenommen, dass sich die Sockeye-Brut (S_{0+}) und die Kokanee-Brut (K_{0+}) bezüglich der inter- und intraspezifischen Konkurrenz identisch verhalten, d. h.

$$c_{S_{0+} K_{m+}} = c_{K_{0+} K_{m+}} \quad \text{bzw.} \quad c_{K_{i+} S_{0+}} = c_{K_{i+} K_{0+}}. \quad (5.4)$$

Die Parameter f_{ij} geben die relative Präferenz der Räuber für ihre unterschiedlichen Ressourcen an. Dies wird hier über den Anteil der zur Jagd zur Verfügung stehenden Zeit, den ein Prädator der Spezies oder Kohorte i zur Suche nach der entsprechenden Beute j verwendet, modelliert. Da das Zooplankton sowie die Lachskohorten nur jeweils eine Beute haben, erhalten deren Präferenzen den Wert 1. Die Regenbogenforellen können dagegen zwischen den Lachsen und den Insekten wählen. Da sich die Lachskohorten kaum in ihrem Verhalten unterscheiden, wird angenommen, dass die Forellen die Lachse der verschiedenen Kohorten, die sie überwältigen können, gleichzeitig jagen können und auch keine aktive Auswahl treffen. Es wird daher nur zwischen der Präferenz der Forellenkohorten für Insekten und der für Lachse unterschieden. Da die Kokanees der höheren Altersklassen zu groß sind, um von den jüngeren Forellen konsumiert werden zu können, wird der Präferenzwert der entsprechenden Links auf 0 gesetzt. Die Präferenzen lassen sich aus Mageninhaltsanalysen von Forellen verschiedener Größenklassen abschätzen [168]. Die hier verwendeten Werte sind in Tabelle 5.1 angegeben.

Der Einfluss von Räuber- und Beutekörpergröße auf den Jagderfolg wird hier nicht explizit berücksichtigt. Es wird jedoch angenommen, dass die Handhabungszeit für eine Einheit Beutebiomasse nicht allein durch die Zeit, die zum Verdauen selbiger benötigt wird, gegeben ist (dies wird in der maximalen Aufnahmerate I_i berücksichtigt), sondern dass die Zeit, die für einen Jagdversuch erforderlich ist, ebenfalls nicht vernachlässigbar ist [50]. Dies wird mit dem Parameter \tilde{h}_j berücksichtigt, der ein Maß dafür ist, wieviel Zeit ein Prädator benötigt, um eine Biomasseneinheit der Beute j zu erjagen. Aufgrund der kleineren Körpermassen der Sockeye- und Kokanee-Brut im Vergleich zu den älteren Kokanees sind deutlich mehr erfolgreiche Jagdversuche notwendig, um durch Konsum der Jungfische eine bestimmte Biomasse an Beute aufzunehmen. Die Lachsbrut stellt

Prädatoren	Beuten							
	P	Z	In	S_{0+}	K_{0+}	K_{1+}	K_{2+}	K_{3+}
Z	1							
S_{0+}		1						
$K_{0+...3+}$		1						
R_{2+}			0,9	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0
$R_{3+...5+}$			0,6	0,4	0,4	0,4	0,4	0,0
$R_{6+...9+}$			0,4	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6

Tabelle 5.1: Nahrungspräferenzen f_{ij} der Prädatoren im Nahrungsnetz der Sockeye-Brutseen. Da angenommen wird, dass die Regenbogenforellen die verschiedenen Lachs-Kohorten gleichzeitig jagen können, gilt hier anders als im vorigen Kapitel nicht die Einschränkung, dass sich die Präferenzen einer Kohorte auf 1 summieren müssen.

Beute	P	Z	In	S_{0+}	K_{0+}	K_{1+}	K_{2+}	K_{3+}
Handhabungszeit	1	1	1	5	5	0,5	0,35	0,25

Tabelle 5.2: Handhabungszeiten \tilde{h}_j für die verschiedenen Beutespezies j im Brutsee-Nahrungsnetz.

daher für die Forellen, die auch in der Lage sind, die größeren Kokanees zu konsumieren, eine ineffiziente Beute dar. Die in den Simulationen verwendeten numerischen Werte sind in Tabelle 5.2 zusammengefasst.

Die Assimilationseffizienzen λ_i in Gleichung (5.1) haben den Wert 0,45 für das herbivore Zooplankton bzw. 0,85 für alle anderen (karnivoren) Spezies. Die Respirationsrate α_i und die maximale Nahrungsaufnahmerate I_i skalieren allometrisch mit der Körpermasse (Gleichung (2.14)). Die Proportionalitätskonstanten sind $\alpha = 1,1$ und $I = 8$. Die mittleren Körpermassen der Spezies bzw. Kohorten wurden [168] entnommen und sind in Tabelle 5.3 normiert auf die Körpermasse der Sockeye-Brut angegeben. Zur Vereinfachung wird angenommen, dass die relativen Änderungen der metabolischen Raten der Spezies bzw. Kohorten (bezogen auf die metabolische Rate der Sockeye-Brut) innerhalb einer Wachstumssaison vernachlässigt werden können.

Die Dynamik des Phytoplanktons wird nicht explizit berechnet. Es wird vereinfachend angenommen, dass stets eine konstante Menge vorhanden ist, die am Anfang einer Wachstumssaison aus der Menge des zur Verfügung stehenden Phosphors (und damit aus der Biomasse der adulten Sockeyes, die im Herbst zuvor gelaicht haben) berechnet wird. Ebenso wird angenommen, dass stets eine konstante Biomasse an Insekten vorhanden ist. Diese wird auf den Wert 0,2 gesetzt.

Spezies / Kohorte	rel. Körpermasse	Spezies / Kohorte	rel. Körpermasse
Z	0,01	R_{3+}	233,0
S_{0+}	1,0	R_{4+}	545,0
K_{0+}	1,0	R_{5+}	810,0
K_{1+}	12,3	R_{6+}	1270,0
K_{2+}	33,7	R_{7+}	1755,0
K_{3+}	64,0	R_{8+}	2655,0
R_{2+}	150,0	R_{9+}	3122,0

Tabelle 5.3: Körpermassen der Spezies im Nahrungsnetz der Sockeye-Brutseen, relativ zur Körpermasse der Sockeye-Brut.

5.3.2 Diskrete Aktualisierung der Populationen

Zwischen zwei Wachstumssaisons wird durch Alterung und Reproduktion Biomasse zwischen den Altersklassen transferiert. Am Ende des Jahres migrieren die jungen Sockeyes in den Ozean und verlassen so das betrachtete System. Die Anzahl der adulten Lachse, die drei Jahre später zum Laichen zurückkehren, hängt linear von der Biomasse der Junglachse ab. Ein kleiner Anteil ϵ der Sockeyes kehrt erst im Alter von fünf Jahren aus dem Ozean zurück. Dies führt zu einer schwachen Kopplung zwischen den vier Brutjahrgängen der Sockeyes. Ein noch kleinerer Teil der Sockeyes kehrt bereits im Alter von drei Jahren zum Laichen zurück, doch da es sich bei diesen Fischen vor allem um kleine Männchen handelt [101], die die Anzahl der befruchteten Eier nicht beeinflussen, werden sie hier vernachlässigt. Aus der Biomasse der insgesamt in Jahr n zurückkehrenden Sockeyes (die sich aus der Biomasse der drei bzw. vier Jahre zuvor in den Ozean gewandert Junglachse errechnet) wird die Biomasse der Brut, die in Jahr $n+1$ zu Beginn der Wachstumssaison ($t = 0$) im See erscheint, gemäß

$$S_{0+,n+1}(0) = \gamma_S((1 - \epsilon)S_{0+,n-3}(T) + \epsilon S_{0+,n-4}(T)) \quad (5.5)$$

ermittelt. Der Parameter γ_S fasst dabei das Wachstum und die Überlebenswahrscheinlichkeit im Ozean, die Verluste durch Fischerei, die mittlere Anzahl befruchteter Eier pro Weibchen und die Überlebenswahrscheinlichkeit des Laichs bzw. der frisch geschlüpften Fische zusammen. Alle diese Größen lassen sich aus empirischen Daten abschätzen [104, 160, 166, 168, 169]; hier wird der Wert $\gamma_S = 0,2$ verwendet. Der Anteil der im Alter von fünf Jahren zurückkehrenden Sockeye-Lachse wird ebenfalls in den natürlichen Populationen gemessen [170]. Der Mittelwert für die Laichpopulationen im Fraser River, in denen zyklische Dominanz auftritt, liegt bei ca. 0,08 [171]. In den hier gezeigten Simulationen ist der Wert auf $\epsilon = 0,1$ gesetzt.

Aus der Biomasse der zurückgekehrten adulten Sockeyes wird außerdem errechnet, wie viel Phosphor in den See eingetragen wird, der dem Phytoplankton in der nächsten Wachstumssaison als Nahrungsgrundlage dient. Die Phosphorkonzentration im Brutsee zu Beginn einer Wachstumssaison steigt linear mit der Biomasse der im Herbst zuvor

zurückgekehrten Sockeye-Lachse [166]. Es wird jedoch angenommen, dass das Phytoplankton den Phosphor nicht vollständig umsetzen kann, sondern dass Konkurrenzeffekte wie die Trübung des Wassers bei hoher Planktondichte dazu führen, dass die Menge des verfügbaren Phytoplanktons eine sättigende Funktion der Phosphorkonzentration ist. Mit Gleichung (5.5) kann dies als eine Funktion der erzeugten Sockeye-Brut zu Beginn der Wachstumssaison geschrieben werden:

$$P_{n+1} = 1 + \frac{\zeta S_{0+,n+1}(0)}{1 + \zeta S_{0+,n+1}(0)}. \quad (5.6)$$

In den Parameter ζ geht unter anderem ein, mit welcher Effizienz eine gegebene Menge Phosphor in Phytoplankton umgesetzt werden kann. Da hierfür keine Daten vorliegen, wird ζ als freier Parameter angesehen. Sein Wert wird im Folgenden auf $\zeta = 20$ festgelegt.

Für die Reproduktion der Kokanees wird eine ähnliche Gleichung verwendet wie für die Sockeye-Lachse, nur dass in diesem Fall die Biomasse der adulten Fische direkt aus der Simulation erhalten wird. Zudem ist der Anteil der Kokanees, die nicht im Alter von 4 Jahren laichen, vernachlässigbar klein, so dass die Biomasse der Kokanee-Brut im folgenden Frühjahr durch

$$K_{0+,n+1}(0) = \gamma_K K_{3+,n}(T) \quad (5.7)$$

gegeben ist. Die mittlere Anzahl Eier pro Weibchen (bzw. pro Einheit adulter Kokanee-Biomasse) sowie die Überlebenswahrscheinlichkeit der Eier sind im Parameter $\gamma_K = 0,056$ zusammengefasst [168]. Der Wert ist kleiner als der von γ_S , da er nicht den Biomassenzuwachs durch das somatische Wachstum der Kokanees beinhaltet.

Bei den Regenbogenforellen tragen alle Altersklassen ab R_{6+} zur Reproduktion bei:

$$R_{2+,n+1}(0) = \gamma_{R_{6+}} R_{6+,n-2}(T) + \gamma_{R_{7+}} R_{7+,n-2}(T) + \gamma_{R_{8+}} R_{8+,n-2}(T) + \gamma_{R_{9+}} R_{9+,n-2}(T). \quad (5.8)$$

Die Proportionalitätskonstanten $\gamma_{R_{6+}} = 0,224$, $\gamma_{R_{7+}} = 0,196$, $\gamma_{R_{8+}} = 0,168$ und $\gamma_{R_{9+}} = 0,160$ haben unterschiedliche Werte, um die körpergrößenabhängige Fruchtbarkeit (die Anzahl der Eier pro Biomasseneinheit) der Alterskohorten zu berücksichtigen. Die entsprechenden Daten wurden ebenfalls [168] entnommen.

Zuletzt werden zwischen zwei Wachstumssaisons die Biomassen der Kohorten der Kokanees und der Regenbogenforellen (mit Ausnahme der ältesten Kohorten K_{3+} und R_{9+}) ohne Verluste in die nächst-höhere Altersklasse transferiert:

$$K_{i+1+,n+1}(0) = K_{i+,n}(T) \quad (i = 0, 1, 2) \quad \text{und} \quad R_{i+1+,n+1}(0) = R_{i+,n}(T) \quad (i = 2, \dots, 8). \quad (5.9)$$

5.3.3 Dynamik und Populationsstrukturen im Brutsee-Nahrungsnetz

Ein typisches Simulationsergebnis dieses Systems ist in Abbildung 5.4 dargestellt. Gezeigt werden die Zeitreihen der Biomassendichten der drei Fischarten am Ende der

Wachstumssaisons. Das Langzeitverhalten der Populationsdynamik ist stationär. Mit anderen Parametereinstellungen können auch Oszillationen gefunden werden, allerdings stirbt in dem Fall in der Regel entweder eine der drei Fischarten oder mindestens eine der vier Sockeye-Brutlinien aus. Stabile Oszillationen mit Periode 4 und mit einem Muster, wie es in den empirischen Daten gesehen wird (Abbildung 5.1), wurden jedoch nicht gefunden.

Am Fixpunkt der in Abbildung 5.4 dargestellten Zeitreihe haben Sockeyes und Kokanees ähnliche Gesamtbiomassen. Da die Sockeye-Population jedoch nur aus unter einjährigen Fischen besteht, liegt ihr Anteil an der Gesamtzahl der Lachse bei ca. 88%. Aufgrund der sehr variablen natürlichen Populationsgrößen ist dieser Wert nur bedingt mit empirischen Daten vergleichbar. So wurde im Quesnel Lake im Zeitraum 1998-2002 eine relativ stabile Kokanee-Population von 1,5 Millionen bis 2,2 Millionen Fischen beobachtet, während die Zahl der Sockeye-Jungfische zwischen 4 Millionen und 65 Millionen schwankte [168]. Einen zuverlässigeren Vergleich der Simulationsergebnisse mit den empirischen Daten bietet daher die Populationsstruktur der Kokanee-Lachse. In wilden Kokanee-Populationen dominiert in der Regel die Brut sehr stark (in [168] wird ein Populationsanteil von 60% genannt). Dies wird hier auch gefunden, mit ca. 78% ist der Anteil der Brut an der Gesamtpopulation aber sogar noch höher als in den empirischen Daten.

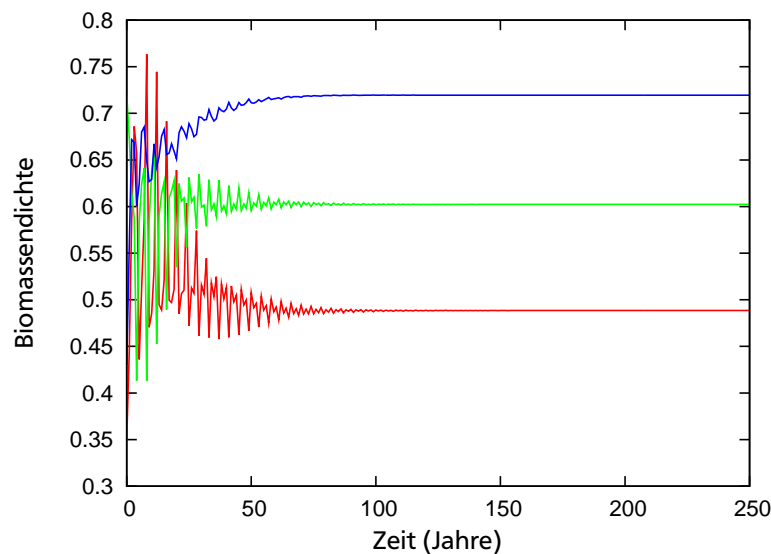


Abbildung 5.4: Biomassendichten der Sockeye-Brut (rot), der Kokanees (grün) sowie der Regenbogenforellen (blau) am Ende der Wachstumssaisons. Für Kokanees und Regenbogenforellen sind jeweils die Gesamtbiomassen dargestellt.

Periodisches Verhalten der Sockeye-Population mit einer Populationsgrößenabfolge, die der in vielen Laichpopulationen dokumentierten ähnelt (Abbildung 5.1), lässt sich in diesem System als transiente Dynamik beobachten. Die meisten der heute oszillierenden Laichpopulationen der Sockeye-Lachse im Fraser River sind zu Beginn des 20. Jahrhunderts nahezu vollständig zusammengebrochen. Gründe hierfür waren Über-

fischung sowie ein Erdbeben in Folge von Eisenbahnkonstruktionsarbeiten im Canyon des Fraser, der den Flussquerschnitt für einige Jahre verengte und damit die Strömungsgeschwindigkeit soweit erhöhte, dass die adulten Lachse den Fluss nicht mehr aufsteigen konnten. Einige der Laichpopulationen wie z. B. die des Quesnel Lake (Abbildung 5.1) haben sich noch immer nicht vollständig davon erholt.

Im Modell lässt sich dieses Ereignis simulieren, indem die Zahl der zurückkehrenden adulten Sockeyes für 4 Jahre auf Null gesetzt wird (Abbildung 5.5). Durch den ausbleibenden Eintrag von Phosphor aus dem Ozean hat dies Auswirkungen auf die Produktivität des gesamten Ökosystems der Brutseen. Die Population der Sockeyes baut sich nach dem Ende dieser Störung aus den im Alter von fünf Jahren zum Laichen zurückkehrenden Lachsen des letzten Brutjahrgangs, der den See verlassen hat, langsam wieder auf. In der Simulation benötigt die Sockeye-Population etwa 100 Jahre, um die Größe, die sie vor der Störung hatte, in allen vier Brutlinien wieder zu erreichen. Während mehrerer Dekaden zwischen dem Ende der Störung und dem Erreichen der ursprünglichen Populationsgröße entspricht die Abfolge der Biomassen der vier Brutlinien in etwa dem in den empirischen Daten gesehenen Muster.

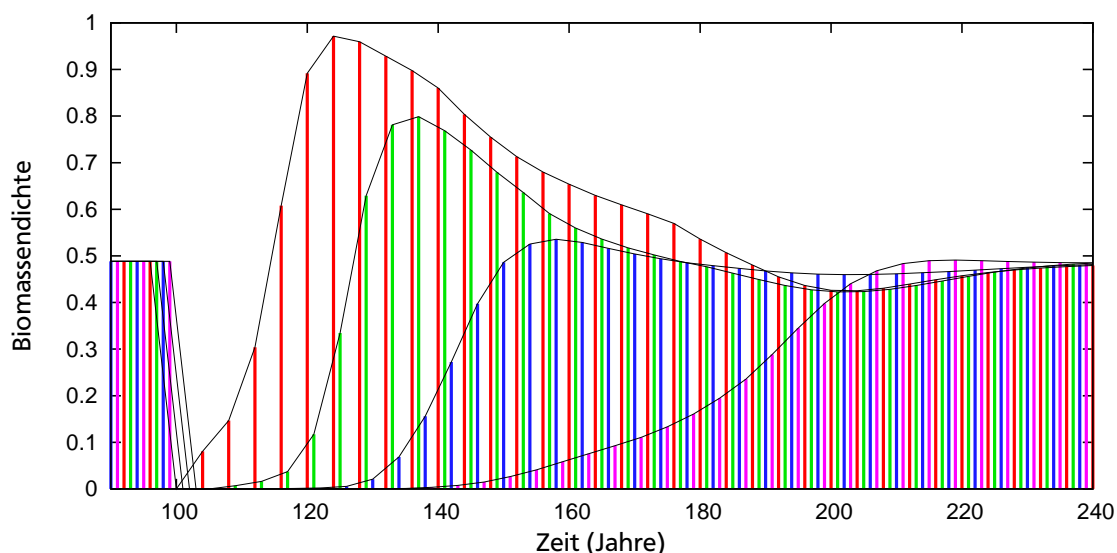


Abbildung 5.5: Transientes Verhalten der Sockeye-Population nach einer starken Störung. Dargestellt sind die Biomassen der Jungfische der vier Brutlinien jeweils am Ende der Wachstumssaison. Die Farben kennzeichnen jeweils eine Brutlinie. Die schwarzen Linien dienen als Einhüllende der Biomassen der einzelnen Brutlinien als Orientierung für das Auge.

5.3.4 Diskussion des direkten numerischen Ansatzes

In diesem Teilkapitel wurde versucht, das Nahrungsnetz der Sockeye-Brutseen möglichst vollständig und mit realistischen Parameterwerten in einem numerischen

Modell zu beschreiben. Wenn die Simulationsergebnisse zuverlässig mit den dynamischen Vorgängen der realen Systeme übereinstimmen, ist es mit einem derartigen Modell möglich, die Auswirkungen sich ändernder Umweltbedingungen oder menschlicher Eingriffe in die Systeme gezielt zu testen. Hierzu gehören Vorhersagen über die Populationsentwicklung der Sockeye-Lachse bei einem klimatisch bedingten Anstieg der Wassertemperatur, bei Erhöhung oder Verringerung der Fischereiquote, bei Anlage künstlicher Laichgründe oder bei künstlicher Düngung der Brutseen. Derartige Fragestellungen erhalten ihre Relevanz nicht zuletzt aus der großen ökonomischen Bedeutung der Sockeye-Lachse [160]. Die genannten und zum Teil auch umgesetzten Eingriffe in die Ökosysteme, insbesondere die Düngung der Seen, haben auch direkte Auswirkungen auf die anderen Fischarten des Nahrungsnetzes, die in British Columbia als beliebte Angelfische eine wichtige Funktion für die Tourismusindustrie haben [172].

Ein derartiges Modell ist jedoch notwendigerweise sehr parameterreich und abhängig von einer Vielzahl von Annahmen, die sich möglicherweise stark auf die Simulationsergebnisse auswirken. Im hier diskutierten Modell führt beispielsweise die geringfügige Erhöhung der Proportionalitätskonstante der maximalen Nahrungsaufnahmerate von $I = 8$ auf $I = 8,5$ dazu, dass die in Abbildung 5.5 gezeigte Störung schon nach knapp 50 Jahren wieder abgeklungen ist. Die Abhängigkeit von konkreten Parameterwerten und bestimmten Annahmen macht es auch schwierig, generische Mechanismen, die über das betrachtete Ökosystem hinaus Gültigkeit haben, zu identifizieren.

Letztlich ist es auch nicht gelungen, mit dem Modell des Brutsee-Nahrungsnetzes das Phänomen der zyklischen Dominanz der Sockeye-Lachse korrekt nachzubilden und somit Hinweise auf seine Ursachen zu bekommen. Die Fischereidaten aus dem 19. Jahrhundert deuten ebenso wie die relativ gleichförmige Oszillation der Laichpopulation des Shuswap Lakes (Abbildung 5.1) darauf hin, dass die zyklische Dominanz ein stabiler Populationszustand der Sockeye-Lachse ist. In seiner jetzigen Form erfüllt das Modell daher noch nicht den oben formulierten Anspruch, die Populationsdynamik der im Ökosystem vertretenen Spezies hinreichend genau zu beschreiben. Zur Untersuchung der zyklischen Dominanz wird daher im nächsten Abschnitt ein vereinfachtes Modell entwickelt, das nur noch die für das Auftreten der Oszillationen als unerlässlich angesehenen Spezies enthält.

5.4 Drei-Spezies-Modell zur Erklärung der zyklischen Dominanz der pazifischen Sockeye-Lachse

Aus vielen Ökosystemen sind ausgeprägte Populationsoszillationen bekannt, deren spezifische dynamische Eigenschaften oft durch einfache, generische Modelle beschrieben werden können. Dazu gehören beispielsweise die räumliche Synchronisierung der Luchs-Hase-Oszillationen in Kanada [6, 10, 97], die chaotischen Oszillationen von Nagetieren in Fennoskandinavien [173] oder die periodischen epidemischen Ausbrüche des *spruce budworms* (ein amerikanischer Nadelbaumschädling) [174, 175]. Da die zyklische Dominanz der Sockeye-Lachse in verschiedenen, voneinander unabhängigen

gen Populationen auftritt, ist auch hier das Wirken eines generischen Mechanismus wahrscheinlich.

Das Ziel in diesem Abschnitt der Arbeit ist daher, ein möglichst allgemeines Modell zu entwickeln, das nur die wesentlichen Interaktionen und Mechanismen, die für das Auftreten von zyklischer Dominanz notwendig sind, enthält. Im Gegensatz zu dem im vorigen Abschnitt vorgestellten Modellierungsansatz wird es explizit nicht dazu konstruiert, die Populationsdynamik aller Spezies des Brutsee-Nahrungsnetzes quantitativ vorherzusagen. Es beinhaltet daher nur noch Gleichungen zur Beschreibung der Sockeye-Brut, ihrer Prädatoren (der Regenbogenforellen), sowie ihrer Zooplanktonnahrung. Zur weiteren Vereinfachung wird die Populationsstruktur der Regenbogenforellen vernachlässigt.

5.4.1 Modellgleichungen und Simulationsergebnisse

Der Ansatz zur mathematischen Beschreibung der Populationsdynamik wird zunächst vom obigen Modell übernommen. Während der Wachstumssaison von Frühjahr ($t = 0$) bis Herbst ($t = T$) in Jahr n wird die Biomassendynamik der Sockeye-Brut, $S_n(t)$,² der Regenbogenforellen, $R_n(t)$, und des Zooplanktons, $Z_n(t)$, mit gewöhnlichen Differentialgleichungen beschrieben. Diese werden mit Regeln zur Bestimmung der Biomassendichten am Beginn der nächsten Saison aus den Biomassendichten der vorigen Saison(s) verbunden. Da das Phytoplankton in diesem Modell nicht als eigene Variable betrachtet wird, beeinflusst der Nährstoffeintrag durch die adulten Sockeye-Lachse hier direkt die Sättigungsdichte des Zooplanktons.

Diese generelle Struktur des Modells, die kontinuierliche Populationsdynamik während der Wachstumssaison mit einer diskreten Aktualisierung kombiniert, die die jahreszeitlich getriebene Migration und Reproduktion beschreibt, wurde auch in anderen Modellen zur Beschreibung der Dynamik von Fischen, die Zooplankton konsumieren, benutzt [50]. Hier wird allerdings mit den folgenden Bewegungsgleichungen für die Dynamik während der Wachstumssaison in Jahr n eine deutlich einfachere Form gewählt:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}S_n(t) &= \lambda \cdot I_S \frac{Z_n(t) \cdot S_n(t)}{1 + Z_n(t) + c_S \cdot S_n(t)} - I_R \frac{S_n(t) \cdot R_n(t)}{1 + S_n(t) + c_R \cdot R_n(t)} - \alpha_S \cdot S_n(t) \\ \frac{d}{dt}Z_n(t) &= Z_n(t) \cdot \left(1 - \frac{Z_n(t)}{K_n}\right) - I_S \frac{Z_n(t) \cdot S_n(t)}{1 + Z_n(t) + c_S \cdot S_n(t)} \\ \frac{d}{dt}R_n(t) &= \lambda \cdot I_R \frac{S_n(t) \cdot R_n(t)}{1 + S_n(t) + c_R \cdot R_n(t)} - \alpha_R \cdot R_n(t).\end{aligned}\tag{5.10}$$

Vergleichbare Konsumraten mit Prädator-Interferenz werden auch von anderen Modellierern zur Beschreibung der trophischen Interaktion von Fischarten verwendet [176].

² Auf eine Kennzeichnung der Alterskohorten der Sockeyes und der Regenbogenforellen mit Indizes wie in Abbildung 5.3 kann hier zur Abkürzung der Notation verzichtet werden.

Die Anschlussbedingungen, mit denen die Biomassen der Spezies am Beginn der Wachstumssaison $n + 1$ aus ihren Werten am Ende der vorigen Saison(s) bestimmt werden, sind hier durch

$$\begin{aligned} S_{n+1}(0) &= \gamma_S((1 - \epsilon)S_{n-3}(T) + \epsilon S_{n-4}(T)) \\ Z_{n+1}(0) &= K_{n+1} \\ R_{n+1}(0) &= R_n(T) \end{aligned} \tag{5.11}$$

gegeben, wobei ϵ wieder der Anteil der Lachse ist, die im Alter von fünf Jahren zum Laichen zu ihren Brutseen zurückkehren. Empirische Daten sprechen dafür, dass die Biomasse des Zooplanktons am Ende eines Jahres keinen Einfluss auf den entsprechenden Wert zu Beginn der folgenden Wachstumssaison hat [100]. Die Sättigungsdichte des Zooplanktons hängt jedoch von den Nährstoffen ab, die durch die Zersetzung der Kadaver der adulten Sockeyes verfügbar werden [166]. Damit kann die Planktonsättigungsdichte K_{n+1} des Jahres $n + 1$ als Funktion der initialen Biomasse der Sockeye-Brut desselben Jahres ausgedrückt werden:

$$K_{n+1} = K_0 + \kappa \frac{S_{n+1}(0)}{\kappa_0 + S_{n+1}(0)}. \tag{5.12}$$

Dass die Produktivität der Ressource von der Abundanz der Konsumenten abhängt, ist ein eher ungewöhnliches Phänomen. In den hier betrachteten Brutseen stellt dies eine wichtige positive Rückkopplung im System dar; generell scheint es aber nicht notwendig zu sein für den mathematischen Mechanismus, der den Oszillationen zugrunde liegt (siehe Kapitel 5.4.4 bzw. [106]).

Die in den numerischen Simulationen verwendeten Parameterwerte sind in Tabelle 5.4 zusammengefasst. Die metabolischen Raten der Regenbogenforellen sind kleiner als die der Sockeye-Brut, um ihre größere Körpermasse zu berücksichtigen [45]. Es wird angenommen, dass die Forellen im Mittel ca. 1.500 mal schwerer sind als die Sockeye-Brut. Dieser Faktor wurde aus den in Tabelle 5.3 angegebenen relativen Körpermassen und den Nahrungspräferenzen der Forellenkohorten (Tabelle 5.1) abgeschätzt.

In Abbildung 5.6 ist eine Zeitreihe der Biomasse der Sockeye-Brut am Ende der Wachstumssaisons dargestellt. Die ersten 300 Jahre mit der transienten Dynamik sind abgeschnitten, um nur das stabile Langzeitverhalten zu zeigen. In dem stabilen periodischen Orbit folgt auf einen dominanten Jahrgang ein mittelstarker (subdominanter) Jahrgang und schließlich zwei sehr schwache Jahrgänge, genauso wie in den empirischen Daten der meisten Sockeye-Populationen, in denen zyklische Dominanz auftritt (Abbildung 5.1). Mit anderen Parametereinstellungen kann der Unterschied zwischen dem dominanten und dem subdominanten Jahrgang schwächer ausfallen oder die Reihenfolge kann sich komplett umkehren. Letzteres wird z. B. in der Sockeye-Population des Chilko Lake beobachtet.

Wenn ein Parameter variiert wird, z. B. der konstante Anteil der Sättigungsdichte des Zooplanktons oder die Interferenz-Konkurrenz der Sockeye-Brut, kann sich das dynamische Verhalten ändern. In Abbildung 5.7a ist die Biomasse $S_n(T)$ der Sockeye-Brut

Parameter	Symbol	Numer. Wert
Assimilationseffizienz	λ	0,85
max. Nahrungsaufnahmerate der Sockeye-Brut	I_S	10,0
max. Nahrungsaufnahmerate der Regenbogenforellen	I_R	1,6
Respirationsrate der Sockeye-Brut	α_S	1,0
Respirationsrate der Regenbogenforellen	α_R	0,16
Interferenz-Konkurrenz der Sockeye-Brut	c_S	1,0
Interferenz-Konkurrenz der Regenbogenforellen	c_R	0,2
Prop.-Konst. der Anschlussbedingung der Sockeye-Brut	γ_S	0,4
Anteil im Alter von 5 Jahren laichender Sockeyes	ϵ	0,1
Planktonsättigungsdichte, konst. Anteil	K_0	15,0
Planktonsättigungsdichte, var. Anteil (Max.)	κ	10,0
Planktonsättigungsdichte, var. Anteil (Halbsätt.-dichte)	κ_0	2,0

Tabelle 5.4: Parameter des Drei-Spezies-Modells zur Erklärung der zyklischen Dominanz der Sockeye-Lachse.

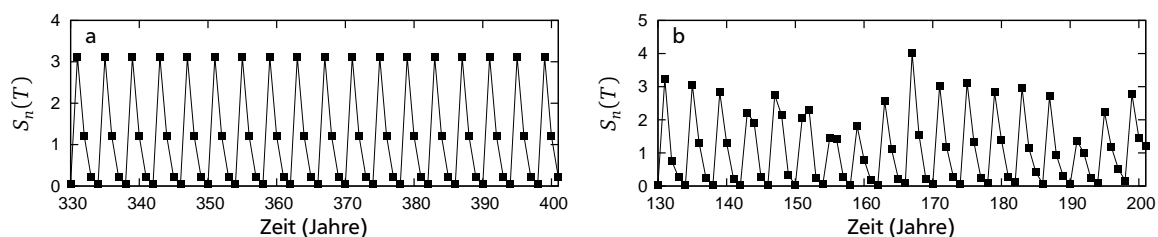


Abbildung 5.6: Simulierte Zeitreihe der Populationsdynamik der Sockeye-Lachse. Es treten Oszillationen der Periode 4 auf, die das gleiche Muster in der Abfolge der Populationsgrößen aufweisen, wie sie in den natürlichen Populationen gesehen werden. Nur die Biomasse am Ende der Wachstumssaisons ist dargestellt. a: Deterministisches Modell, b: Dynamik mit bis zu 50% Fluktuation der Überlebenswahrscheinlichkeit der Sockeye-Lachse im Ozean (siehe Kapitel 5.4.3).

am Ende der Wachstumssaison für unterschiedliche Werte von K_0 von Jahr $n = 1400$ bis $n = 1500$ dargestellt. Für kleine K_0 sind alle vier Brutlinien der Sockeyes gleich abundant, d. h., dass die Dynamik einen Fixpunkt erreicht hat und zyklische Dominanz nicht auftritt. Wenn K_0 erhöht wird, wird der Fixpunkt jedoch instabil. Zunächst tritt eine Bifurkation zu quasiperiodischem Verhalten auf, und schließlich rastet die Periode der Oszillation auf dem festen Wert 4 ein. Ein qualitativ ähnliches Bifurkationsdiagramm ergibt sich, wenn der Parameter der Interferenz-Konkurrenz der Sockeye-Brut, c_s , verringert wird. Bei sehr kleinen Werten von c_s führen weitere Bifurkationen zu komplexerem dynamischem Verhalten, unter anderem entsteht durch eine Periodenverdopplungskaskade Chaos.

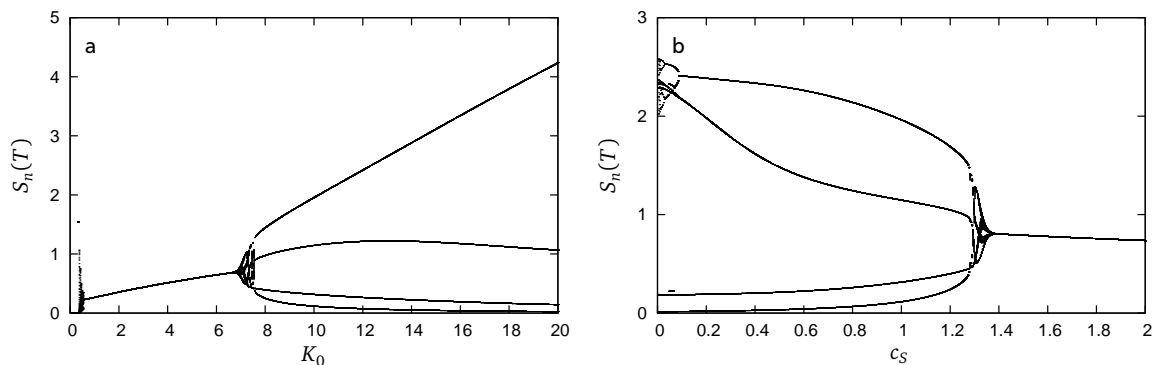


Abbildung 5.7: Bifurkationsdiagramme der Biomasse der Sockeye-Brut am Ende der Wachstumssaison. Bifurkationsparameter sind der konstante Anteil der Zooplankton-Sättigungsdichte K_0 (a) und die Stärke der Interferenz-Konkurrenz der Sockeye-Brut c_s (b). Für jeden Wert der Bifurkationsparameter sind 100 aufeinanderfolgende Datenpunkte eingetragen. Wenn für bestimmte Parameterwerte nur wenige Punkte sichtbar sind, zeigt dies periodische Oszillationen an. Wenn nur ein Punkt sichtbar ist, entspricht dies einem Fixpunkt.

5.4.2 Linearisierung des Drei-Spezies-Modells

Um diese Beobachtungen zu interpretieren und zu verstehen, wird zunächst die mathematische Struktur des Modells genauer betrachtet. Einerseits kann das Modell als ein einfaches Beispiel für stückweise glatte dynamische Systeme betrachtet werden [177], in dem die Diskontinuitäten in der Anschlussbedingung enthalten sind. Andererseits kann das Modell auch als periodisch getriebenes, nicht autonomes (d. h. explizit zeitabhängiges) System aufgefasst werden, in dem der periodische Antrieb durch die Jahreszeiten entsteht.

Ein naheliegender Ansatz ist daher, die kontinuierliche Populationsdynamik während der Wachstumssaison zusammen mit den diskreten Anschlussbedingungen als eine stroboskopische Abbildung (eine Poincaré-Abbildung) zu betrachten, die die Biomassen am Ende einer Saison als Funktion der Biomassen am Ende der vorangegangenen Jahre an-

gibt. Dafür wird zunächst der Fluss $\Phi_{[0,T]}$ der Differentialgleichung (5.10) eingeführt. Er verbindet die Biomassen der Spezies am Anfang und am Ende des Jahres $n + 1$:

$$(S_{n+1}(T), R_{n+1}(T), Z_{n+1}(T)) = \Phi_{[0,T]}(S_{n+1}(0), R_{n+1}(0), Z_{n+1}(0)). \quad (5.13)$$

Da nach Gleichung (5.12) das Zooplankton nur von der Biomasse der Sockeyes abhängt, ist es keine unabhängige dynamische Variable und kann aus Gleichung (5.13) eliminiert werden. Mit den Anschlussbedingungen für die Biomassen der Sockeye-Brut und der Regenbogenforellen aus Gleichung (5.11) kann die verbleibende Biomassendynamik dann durch

$$\begin{aligned} S_{n+1}(T) &= h_S((1 - \epsilon)S_{n-3}(T) + \epsilon S_{n-4}(T), R_n(T)) \\ R_{n+1}(T) &= h_R((1 - \epsilon)S_{n-3}(T) + \epsilon S_{n-4}(T), R_n(T)) \end{aligned} \quad (5.14)$$

und damit als 6-dimensionales zeit-diskretes dynamisches System beschrieben werden. Die Berechnung der rechten Seite von Gleichung (5.14), h_S und h_R , erfordert die (numerische) Integration der Bewegungsgleichungen (5.10); die Struktur der obigen Abbildung ist dagegen durch die Anschlussbedingungen (Gleichung (5.11)) gegeben.

Der Mechanismus, der die Populationsoszillationen erzeugt, basiert auf der Natur der Instabilität des stationären Zustandes $S_n(T) = S^*(T)$, $R_n(T) = R^*(T)$ der Poincaré-Abbildung (5.14). Die entsprechende Bifurkation kann durch eine lineare Stabilitätsanalyse untersucht werden: In der Nähe des Fixpunktes kann die Dynamik näherungsweise durch eine lineare Gleichung beschrieben werden. Wenn die Abstände der Biomassen von ihren Werten am Fixpunkt mit $\delta S_n = S_n(T) - S^*(T)$ und $\delta R_n = R_n(T) - R^*(T)$ bezeichnet werden, hat die lineare Näherung der Gleichung (5.14) die Form

$$\begin{pmatrix} \delta S_{n+1} \\ \delta S_n \\ \delta S_{n-1} \\ \delta S_{n-2} \\ \delta S_{n-3} \\ \delta R_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & a(1 - \epsilon) & a\epsilon & b \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \bar{a}(1 - \epsilon) & \bar{a}\epsilon & \bar{b} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \delta S_n \\ \delta S_{n-1} \\ \delta S_{n-2} \\ \delta S_{n-3} \\ \delta S_{n-4} \\ \delta R_n \end{pmatrix}, \quad (5.15)$$

in der

$$\begin{aligned} a &= \frac{\partial h_S(S^*, R^*)}{\partial S^*}, & b &= \frac{\partial h_S(S^*, R^*)}{\partial R^*} \\ \bar{a} &= \frac{\partial h_R(S^*, R^*)}{\partial S^*}, & \bar{b} &= \frac{\partial h_R(S^*, R^*)}{\partial R^*} \end{aligned} \quad (5.16)$$

die partiellen Ableitungen der Poincaré-Abbildung am Fixpunkt sind. Die Struktur der Matrix in Gleichung (5.15) ist wiederum nur von den Anschlussbedingungen abhängig

und gilt für jedes beliebige zeit-kontinuierliche Modell, das zur Beschreibung der Dynamik während der Wachstumssaison verwendet wird. Die Form der Bewegungsgleichungen in letzterem bestimmt lediglich die numerischen Werte der Parameter a , b , \bar{a} und \bar{b} . Diese Werte können z. B. durch numerische Berechnung des Modells ermittelt werden.

Die erste Zeile der Matrix beschreibt, wie die Sockeye-Brut im Jahr $n + 1$ von der Brut der Jahre $n - 3$ und $n - 4$ (die die Eltern der Brut in Jahr $n + 1$ sind) und von der Prädatorpopulation im Jahr n abhängt. Ein konsistentes dynamisches Modell erfordert daher, dass der Parameter a positiv ist, da mehr laichende Lachse mehr Nachkommen produzieren. Entsprechend ist b negativ, da mehr Prädatoren zu weniger überlebender Sockeye-Brut führen. Die zweite nicht triviale Zeile der Matrix, die letzte Zeile, beschreibt die Abhängigkeit der Forellenpopulation im Jahr $n + 1$ von der Sockeye-Brut der Jahre $n - 3$ und $n - 4$ (die die Eltern der Nahrung der Forellen sind) und von der Forellenpopulation des vorangegangenen Jahres. Die Parameter \bar{a} und \bar{b} sind beide positiv, da mehr Nahrung stärkeres Wachstum der Prädatoren erzeugt und mehr Forellen in einem Jahr auch zu mehr Forellen im folgenden Jahr führen. Diese Bedingungen an die Vorzeichen der Parameter folgen nur aus logischen Argumenten über die Interaktionen der Populationen; eine formale Ableitung aus den Bewegungsgleichungen (5.10) ist dagegen schwierig.

Die Eigenwerte μ der Matrix bestimmen die Dynamik in der Nähe der Bifurkation. Wenn der Betrag aller Eigenwerte kleiner als 1 ist, ist der Fixpunkt lokal stabil und Trajektorien, die in einem bestimmten Phasenraumvolumen um den Fixpunkt starten, konvergieren gegen ihn. Wenn dagegen der Betrag eines oder mehrerer Eigenwerte größer als 1 ist, ist der Fixpunkt instabil und die Dynamik strebt gegen einen anderen Attraktor.

Um die Dynamik der linearen Abbildung zu verstehen, wird zunächst der Fall betrachtet, dass nur die Parameter a , b und \bar{b} ungleich 0 sind. Das bedeutet, dass die vier Brutlinien der Lachse unabhängig voneinander sind ($\epsilon = 0$) und dass die Regenbogenforellen über alternative Nahrungsquellen verfügen, so dass ihre Dynamik unabhängig von der der Sockeye-Brut ist ($\bar{a} = 0$). Die Eigenwerte der Matrix sind in diesem Fall \bar{b} , 0 und die vier vierten Wurzeln aus a . Der Eigenwert \bar{b} charakterisiert die Zeitentwicklung der Forellenpopulation. Da er für die Bifurkation in Abbildung 5.7 unerheblich ist, wird hier aus allgemeinen Stabilitätsüberlegungen gefordert, dass er kleiner als 1 ist, $0 \leq \bar{b} < 1$. Der Eigenwert 0 entsteht, da die fünfte Spalte der Matrix redundant ist für $\epsilon = 0$. Die vier vierten Wurzeln aus a beschreiben die Dynamik der Sockeye-Brut in der Nähe des Fixpunktes. Da die vier Brutlinien unabhängig voneinander sind, hat die Folge δS_n trivialerweise die Periode 4 und iteriert lediglich die vier Anfangswerte (mit abnehmender Amplitude für $a < 1$ und ansteigender Amplitude für $a > 1$). Wenn a von einem Wert kleiner als 1 auf einen Wert größer als 1 erhöht wird, überschreiten alle vier Eigenwerte $a^{1/4}$ gleichzeitig den Einheitskreis in der komplexen Zahlenebene und der Fixpunkt wird instabil. Diese Entartung wird aufgehoben, wenn auch die Parameter ϵ und \bar{a} ungleich 0 sind. Solange die Parameter jedoch nicht groß sind, bleiben die vier Haupteigenwerte in der Nähe der reellen bzw. komplexen Achse und die (möglicherweise gedämpfte) Oszillation hat eine Periode nahe 4.

Die Art der Bifurkation, die auftritt, wenn der Fixpunkt instabil wird, hängt davon ab, welcher Eigenwert den Einheitskreis zuerst überschreitet, wenn der Kontrollparameter erhöht wird: Wenn das komplex-konjugierte Eigenwertpaar den Einheitskreis zuerst überschreitet, tritt eine Neimark-Sacker-Bifurkation (die diskrete Variante der Hopf-Bifurkation) auf; wenn der negative reelle Eigenwert den Einheitskreis zuerst kreuzt, tritt eine Periodenverdopplungsbifurkation auf, und im Fall, dass der positive reelle Eigenwert als erster einen Betrag größer 1 hat, tritt eine Sattel-Knoten-Bifurkation auf. Um zu bestimmen, welcher Bifurkationstyp hier vorliegt, werden die Parameter der Matrix numerisch aus den Computersimulationen des stückweise kontinuierlichen Modells beim Durchgang durch die Bifurkation ermittelt und damit die Eigenwerte der Matrix berechnet.

Abbildung 5.8 zeigt, dass die Bifurkation durch das komplex-konjugierte Eigenwertpaar entsteht, dass also eine Neimark-Sacker-Bifurkation vorliegt. Da die dominanten Eigenwerte sehr nahe bei $\pm i$ liegen, ist die Periode der resultierenden Oszillation nahe 4.³ Die Bifurkation wird vor allem durch die Parameter a und b verursacht, die für die Reproduktion der Sockeye-Lachse bzw. für die Prädation durch die Regenbogenforellen stehen. Der Fixpunkt wird instabil, wenn einer der beiden Parameter erhöht wird.

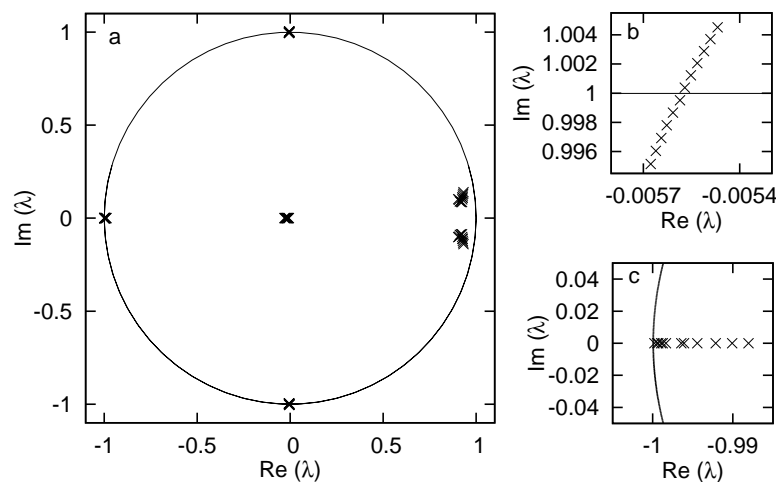


Abbildung 5.8: Eigenwerte der Matrix aus Gleichung (5.15). Der Bifurkationsparameter K_0 wird von 6, 4 auf 7, 5 erhöht, während die Eigenwerte sich zu höheren Absolutwerten bewegen. Die Vergrößerungen (b und c) zeigen, dass das Eigenwertpaar nahe der imaginären Achse den Einheitskreis zuerst kreuzt.

Aus der Bifurkationstheorie ist bekannt, dass im Zusammenhang mit der Neimark-Sacker-Bifurkation eine sogenannte starke Resonanz auftritt, falls die dominanten Eigenwerte ausreichend nahe bei $\pm i$ liegen. Diese führt dazu, dass die Periode der Oszillation kurz nach der Bifurkation bei exakt 4 einrastet (das dynamische Verhalten

³ Dies ist so zu verstehen, dass die Variablen nach vier Iterationen sehr nahe an ihren Ausgangswerten liegen. Das generische dynamische Verhalten nach einer Neimark-Sacker-Bifurkation ist jedoch eine quasiperiodische Oszillation. Das bedeutet, dass die Variablen ihre Startwerte nie wieder exakt erreichen, so dass die Periode der Oszillation streng genommen unendlich ist.

ändert sich also plötzlich von quasiperiodisch zu periodisch). Im Gegensatz zum konventionellen Frequenz-Einrasten (*frequency locking*), das aus dem Studium der Kreisabbildung bekannt ist [178], wird die starke Resonanz durch Terme verursacht, die von der gleichen Ordnung sind wie die führende Nichtlinearität. Das Einrasten der Frequenz tritt daher über einen weit größeren Parameterbereich auf [143].

Das Auftreten der zusätzlichen Terme kann durch die Analyse der Normalform der Neimark-Sacker-Bifurkation verstanden werden. Im Allgemeinen kann diese durch eine geeignete Koordinatentransformation als Funktion einer komplexen Variable ω geschrieben werden, die keine quadratischen Terme und nur einen Term dritter Ordnung in ω enthält:

$$\omega_{n+1} = \mu\omega_n + c_1\omega_n|\omega_n|^2 + \mathcal{O}(|\omega_n|^4) \quad (5.17)$$

Der Term $c_1\omega_n|\omega_n|^2$ wird resonanter Term genannt und stellt die führende Nichtlinearität der Bifurkation dar. Die Transformation zur Elimination der quadratischen und aller weiteren möglichen kubischen Terme erfordert jedoch, dass für die Eigenwerte an der Bifurkation $\mu^k \neq 1, k = 1, 2, 3, 4$ gilt. Wenn dies nicht erfüllt ist, treten weitere nicht-lineare Terme zweiter oder dritter Ordnung auf, die zu einem deutlich komplexeren Bifurkationsdiagramm führen. So ergibt sich für $\mu = \pm i$ die Form

$$\omega_{n+1} = \mu\omega_n + c_1\omega_n|\omega_n|^2 + c_2(\omega_n^*)^3 + \mathcal{O}(|\omega_n|^4) \quad (5.18)$$

(mit $*$ wird in dieser Gleichung die komplexe Konjugation bezeichnet). Wenn die Eigenwerte die Resonanzbedingung nicht exakt erfüllen, tritt die starke Resonanz nicht direkt an der Bifurkation auf, sondern etwas von ihr entfernt.

Im vorliegenden Fall überschreiten die zwei komplex-konjugierten Eigenwerte den Einheitskreis als erste, wenn ϵ und b klein sind und \bar{b} deutlich kleiner als 1 ist. Da ϵ und \bar{a} klein gegenüber a sind, bleibt die Periode der Bifurkation nahe 4 und rastet schon kurz nach der Bifurkation bei 4 ein. Wenn diese Bedingungen nicht erfüllt sind, wird der Einheitskreis in der Regel von dem Eigenwert bei -1 zuerst überschritten und eine Periodenverdopplungsbifurkation tritt auf.

5.4.3 Diskussion des Drei-Spezies-Modells

Die vierjährigen Oszillationen der Sockeye-Lachse im Fraser River sind ein typisches Beispiel für Einzelgenerationsoszillationen. Dieses Phänomen wurde bereits unter anderem im Kontext von Wirt-Parasitoid- [96], Daphnia-Phytoplankton- [78] oder Fisch-Zooplankton-Systemen [50] ausführlich beschrieben. Charakteristisch für diese Art von Populationsoszillationen ist, dass die Periodendauer mit der Generationendauer übereinstimmt. Klassische Räuber-Beute-Oszillationen haben dagegen in der Regel deutlich längere Periodendauern [97, 98, 179]. In [50] und [78] entstehen die Einzelgenerationsoszillationen dadurch, dass Individuen unterschiedlicher Größe oder unterschiedlichen Alters direkt miteinander um eine Ressource konkurrieren. Hier liegt jedoch eine andere biologische Situation vor: Die Sockeye-Brut aus unterschiedlichen

Brutlinien konkurriert nie direkt, da sie den Brutsee in nicht überlappenden Zeiträumen bevölkert. Die Wechselwirkung zwischen den Brutlinien wird vielmehr über die langlebigen Prädatoren vermittelt. Diese haben einen Netto-Effekt auf die Brut, der ähnlich wie Konkurrenz wirkt und daher mitunter auch scheinbare Konkurrenz (*apparent competition*) genannt wird [34]: Wenn die Biomasse einer Sockeye-Brutlinie ansteigt, erhöht sich die Biomasse der Prädatoren, was wiederum negative Auswirkungen auf die anderen Brutlinien der Sockeyes hat. Im Gegensatz zu den anderen Modellen, die Einzelgenerationszyklen produzieren, ist zudem die Oszillationsperiode 4, die in diesem Modell beobachtet wird, nicht identisch mit der mittleren Generationendauer, die bei $4 + \epsilon$ Jahren liegt. Zudem laichen die Individuen eines Geburtsjahrgangs hier im Gegensatz zu [50] und [78] nicht alle zur gleichen Zeit. Das Einrasten der Periode 4 geschieht hier vielmehr aufgrund einer starken Resonanz, also eines nichtlinearen Phänomens, das in den genannten Arbeiten keine Rolle spielt.

Das diskutierte Drei-Spezies-Modell ist im Prinzip auch in der Lage, konventionelle Räuber-Beute-Oszillationen zu produzieren. Wenn die Parameter entsprechend gewählt werden, so dass das komplex-konjugierte Eigenwertpaar der Matrix in Gleichung (5.15), das nahe der reellen Achse bei $+1$ liegt (Abbildung 5.8a), zuerst über den Einheitskreis geht, treten Oszillationen mit einer Periode auf, die deutlich länger als 4 Jahre ist. In diesem Fall ist der Unterschied zwischen zwei aufeinanderfolgenden Brutlinien sehr klein.

Die Betrachtungen im vorigen Abschnitt führen auf zwei wesentliche Bedingungen, unter denen die starke Resonanz und damit zyklische Dominanz (Einzelgenerationsoszillationen mit Periode 4) beobachtet werden können: Zunächst muss ein Anstieg der Zahl laichender Sockeye-Lachse zu einem hinreichend starken Anstieg ihrer Zahl vier Jahre später führen ($a(1 - \epsilon)$ muss also groß genug sein). Wenn die Anzahl der Jungfische, die in den Ozean wandern, durch andere Faktoren wie etwa eine stark limitierende Sättigungsdichte für die Brut begrenzt ist, wird die Population eher am Fixpunkt statt auf der oszillierenden Seite der Bifurkation sein. Zweitens muss es eine Kopplung zwischen den vier Brutlinien geben, damit die Neimark-Sacker-Bifurkation und nicht die Periodenverdopplungsbifurkation zuerst auftritt. In diesem Modell entsteht die Kopplung durch den Anteil der Sockeyes, die im Alter von fünf Jahren laichen, sowie insbesondere durch die Regenbogenforellen, die hinreichend stark an die Dynamik der Sockeye-Lachse koppeln.

Im Prinzip kann die Kopplung der vier Lachs-Brutlinien auch durch die Nahrung der Sockeye-Brut erzeugt werden. Dies würde im wesentlichen zu einer Umkehr der Vorzeichen der Parameter b und \bar{a} in Gleichung (5.15) führen und hätte keine Auswirkungen auf die Eigenwerte der Matrix und damit auf die auftretende Bifurkation. Es gibt jedoch keine empirischen Belege für einen negativen Effekt eines dominanten Sockeye-Jahrgangs auf die Daphnienpopulation der folgenden Jahre, der das Wachstum der Sockeye-Brut schwächen könnte [100].

Frühere Studien zur Dynamik der verschiedenen pazifischen Lachsarten, die auch für Bewirtschaftungspläne der Populationen genutzt werden, basieren auf dem Ricker-Modell [160, 161] oder auf dem Larkin-Modell [164, 165, 180]. Da beide Modelle eine stark limitierende Sättigungsdichte für die Brut haben und die Dynamik der Prädatoren

nicht explizit beinhalten, ist die einzige Bifurkation, die in diesen Modellen gesehen wird, die Periodenverdopplungsbifurkation. Auf diesen Modellen aufbauend haben Myers et al. [102] gezeigt, dass eine instabile (gedämpfte) Oszillation mit Periode 4 durch stochastisches Treiben angeregt werden kann. In der betreffenden Studie wird jedoch nicht klar, wie lang eine derartige Oszillation ohne Phasensprung erhalten werden kann. Darüber hinaus erzeugt das stochastische Modell die typische Abfolge von dominantem, subdominantem und zwei nicht dominanten Jahrgängen nur episodisch.

Die zwei Bedingungen für das Auftreten der starken Resonanz mit Periode 4 stimmen mit der Beobachtung überein, dass zyklische Dominanz nur in Sockeye-Populationen mit großen, oligotrophen Brutseen wie eben denen im Flusssystem des Fraser River auftritt. Die Sockeye-Populationen der kleineren, extrem oligotrophen Seen in den Küstenregionen British Columbias weisen keine Oszillationen auf, da der Nährstoffgehalt der Seen zu gering ist, um das Aufwachsen großer Brutpopulationen oder das Überleben einer hinreichend großen Prädatorenpopulation zu ermöglichen. Auf der anderen Seite kann zyklische Dominanz auch nicht in nährstoffreicheren Seen erwartet werden, da der Rückkopplungsmechanismus über den Nährstoffeintrag durch die laichenden Sockeyes in dem Fall nur eine geringere Bedeutung hätte und da auch die Kopplung zu den Prädatoren schwächer wäre, wenn es mehr Prädatorspezies und mehr Beutespezies für diese Prädatoren gäbe.

Dies gibt auch Hinweise darauf, weshalb die starke Resonanz nicht in der Untersuchung des komplexeren Nahrungsnetzmodells im vorigen Teilkapitel gefunden wurde. Die mathematische Struktur des Modells schließt das Auftreten der Neimark-Sacker-Bifurkation nicht aus. In dem Modell hatten die Regenbogenforellen mit den Kokanees und den Insekten aber zwei zusätzliche Nahrungsquellen, so dass sie möglicherweise nicht stark genug an die Dynamik der Sockeyes gekoppelt waren. In der in Kapitel 5.3 vorgestellten Formulierung schränkt das Modell zudem den zugänglichen Parameterraum durch implizite Bedingungen stark ein, da nur solche Simulationen ausgewertet wurden, in denen alle drei betrachteten Fischarten koexistieren können. Möglicherweise würde eine stärkere Nischendifferenzierung der Kokanees gegenüber den Sockeyes die Koexistenz der Arten in Parameterbereichen erlauben, in denen die Regenbogenforellen ausreichend stark an die Dynamik der Sockeyes koppeln.

Da es im natürlichen System große Fluktuationen im Anteil der Sockeye-Brut gibt, der bis zum Erreichen des laichreifen Alters überlebt, wurden auch Simulationen mit einem Rauschterm in der Anschlussbedingung der Sockeyes, Gleichung (5.11), durchgeführt. Damit sollte ermittelt werden, wieviel Rauschen der deterministischen Dynamik überlagert werden kann, ohne dass die Oszillationen mit Periode 4 verschwinden. In Abbildung 5.6b ist eine Zeitreihe dargestellt, bei der die Proportionalitätskonstante γ_s mit einem stochastischen Faktor multipliziert wurde, der die Zahl der laichenden Lachse um bis zu 50% erhöht oder verringert. Die Oszillation ist immer noch deutlich sichtbar, aber ca. alle 300 Jahre treten Phasensprünge auf. Je stärker das Rauschen ist, desto häufiger treten die Phasensprünge auf und ab einer Rauschstärke von ca. 100% verschwindet die Oszillation vollständig. Wenn eine große Störung nur eine begrenzte Zeit wirkt, bauen sich die Oszillationen danach schnell wieder auf. Die Erholung der Populationen

bzw. der Oszillationen nach der Blockade des Fraser River Anfang des 20. Jahrhunderts kann z. B. in den subdominanten und nicht-dominanten Brutlinien der Shuswap Lake-Population oder in der Quesnel Lake-Population gesehen werden (Abbildung 5.1).

In den Jahren 2009 und 2010 hat es eine weitere auffällige Störung gegeben. Während für 2009 ein dominanter Jahrgang mit 10 Millionen bis 12 Millionen adulten Fischen erwartet wurde, traten lediglich wenig mehr als 1 Million Fische die Wanderung zu ihren Laichgründen an. Für 2010 wurde dagegen ein deutlich schwächerer (subdominanter) Jahrgang erwartet. Tatsächlich erschienen mit 25 Millionen bis 30 Millionen Fischen jedoch so viele Lachse wie zuletzt vor dem Zusammenbruch der Populationen im frühen 20. Jahrhundert beobachtet wurden. Dieses Verhalten deutet auf einen Phasensprung hin, eine genaue Analyse des aktuellen Geschehen steht allerdings noch aus.

Die Alterszusammensetzung der Sockeye-Populationen hat ebenfalls einen großen Einfluss auf das Potential des Systems, eine starke Resonanz zu zeigen. Der Anteil ϵ der adulten Sockeyes, die im Alter von fünf Jahren statt vier Jahren laichen, war hier auf 0,1 gesetzt. Simulationen haben gezeigt, dass die starke Resonanz für $0 < \epsilon \leq 0,3$ auftritt, aber für sehr kleine Werte ($\epsilon \leq 0,02$) verschwinden die nicht dominanten Brutlinien irgendwann vollständig, wenn der Bifurkationsparameter K_0 erhöht wird. Die Resonanzbedingung ist am besten für $\epsilon \approx 0,2$ erfüllt. Bei diesem Wert tritt die starke Resonanz nahezu direkt nach der Neimark-Sacker-Bifurkation auf. Diese Resultate stimmen sehr gut mit empirischen Messungen der Altersstruktur der Sockeye-Lachse überein. In den oszillierenden Sockeye-Populationen des Fraser Rivers liegt der Anteil der fünfjährigen Lachse bei $\epsilon \approx 0,08$, während er in den weniger produktiven Seen der Küstenregionen (in denen zyklische Dominanz nicht auftritt) zwischen 0,56 und 0,76 liegt.

Einige der Sockeye-Populationen des Bristol Bay-Gebiets in Alaska, insbesondere die Kvichak River-Population, weisen auch starke Oszillationen auf [181, 182], obwohl die Altersverteilung der Fische beim Laichen breiter ist als im Fraser River [183, 184]. Die Oszillationen sind jedoch nicht so gleichmäßig und Populationsmaxima treten alle vier bis fünf Jahre auf. Das ist konsistent mit dem hier vorgeschlagenen Modell, da diese Beobachtungen für eine quasiperiodische Oszillation sprechen statt für eine Oszillation mit fester, ganzzahliger Periode, die mit einer starken Resonanz assoziiert ist.

Die hier vorgestellten Ergebnisse schließen zusätzliche Mechanismen wie genetische Effekte [103] oder Effekte der Fischerei [104], die die Populationsgrößen der schwachen Brutlinien zu noch kleineren Werten verschieben, als sie dieses Modell erzeugt, nicht aus. Diese zusätzlichen Annahmen sind jedoch nicht grundsätzlich notwendig, um das Auftreten der zyklischen Dominanz zu erklären.

5.4.4 Anhang: Koexistenz periodischer Attraktoren im Drei-Spezies-Modell

In diesem Anhang werden einige Eigenschaften des mathematischen Drei-Spezies-Modell tiefergehend analysiert. Die an dieser Stelle diskutierten Untersuchungen sind nicht unmittelbar für das bisher betrachtete biologische Modellsystem, die Sockeye-Lachse, relevant. Sie sind jedoch sehr aufschlussreich für das Studium der dynamischen

Möglichkeiten einer allgemeinen altersstrukturierten Spezies, deren Reproduktion periodisch getrieben ist. Der Einfachheit halber wird dennoch bei den bisher verwendeten Variablennamen und ihrer Interpretation im Kontext des Lachssystems geblieben.

Numerische Untersuchungen zeigen, dass mit den verwendeten Modellgleichungen zwei periodische Attraktoren unterschiedlicher Periode über weite Parameterbereiche koexistieren können. Mit einer linearen Stabilitätsanalyse wird gezeigt, dass dieses Verhalten natürlicherweise in Systemen der betrachteten Art auftritt.

Koexistenz periodischer Attraktoren der Perioden 2 und 4

In dem durch die Gleichungen (5.10)-(5.12) definierten mathematischen Modell treten neben der in Abbildung 5.7 dargestellten Neimark-Sacker-Bifurkation noch weitere Bifurkationen auf. So ist es möglich, dass ein periodischer Attraktor der Periode 2 mit dem Attraktor der Periode 4 koexistiert (Abbildung 5.9). Die zugrundeliegenden Bifurkationen werden hier zunächst durch eine detaillierte numerische Analyse des Periode-2-Attraktors untersucht.

Für das in Abbildung 5.9 dargestellte Bifurkationsdiagramm wurden für jeden Wert des Bifurkationsparameters κ (siehe Gleichung (5.12)) verschiedene Anfangswerte der Biomassen der beteiligten Spezies jeweils zufällig mit konstanter Wahrscheinlichkeitsverteilung aus dem Intervall $(0; 10]$ gezogen. Wenn dadurch koexistierende Attraktoren gefunden wurden, wurden diese numerisch verfolgt, bis sie instabil wurden. Nach einer transienten Zeit von 5000 Jahren (länger in der Nähe von Bifurkationen) wurden die Werte von $S_n(T)$ für 20 weitere Jahre in das Diagramm eingetragen. Mit ansteigendem κ wird der zunächst stabile Fixpunkt in der Neimark-Sacker-Bifurkation instabil und ein quasiperiodischer Attraktor entsteht. Ab $\kappa \simeq 4.47$ kann die Periode der Trajektorien bei exakt 4 einrasten, aber der quasiperiodische Attraktor bleibt bis $\kappa \simeq 4,6$ bestehen. Dieses Verhalten ist konsistent mit der komplexen Bifurkationsstruktur in der Umgebung einer Neimark-Sacker-Bifurkation nahe einer starken Resonanz der Ordnung 1:4 [143].

Bei $\kappa \simeq 5,36$ entsteht ein zweiter Attraktor mit Periode 2. Dieses Verhalten steht normalerweise nicht in Verbindung mit einer generischen Neimark-Sacker-Bifurkation. Die beiden Arme des Attraktors wirken, als wären sie als instabiler Periode-2-Orbit bei $\kappa \simeq 5,1$ in einer Periodenverdopplungsbifurkation aus dem bereits instabilen Fixpunkt entstanden. Die instabilen Arme werden bei $\kappa \simeq 5,36$ stabil, wenn das komplex-konjugierte Paar Eigenwerte zurück in den Einheitskreis wandert. Diese Vermutung lässt sich durch eine Auswertung des Einzugsbereichs des Periode-2-Attraktors und durch Beobachtung der transienten Dynamik in seiner Nähe rechtfertigen.

Abbildung 5.10 zeigt ein Beispiel transientser Dynamik um den Attraktor der Periode 2. Da nur jede zweite Iteration dargestellt ist, besteht die Transiente aus einer gedämpften Schwingung mit einer Periode nahe 4 (siehe vergrößerter Ausschnitt in Abbildung 5.10). Durch Messen der Dämpfungsrate τ der Oszillationen um den stabilen Periode-2-Orbit für unterschiedliche Werte von κ kann der Bifurkationspunkt, an dem der Periode-2-Orbit stabil wird, mit einer Genauigkeit von 10^{-6} bestimmt werden. Aus-

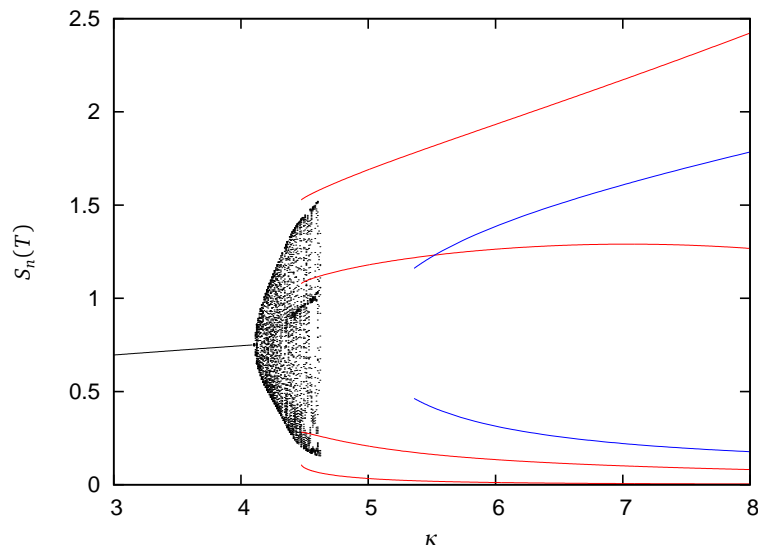


Abbildung 5.9: Bifurkationsdiagramm der Biomasse der Sockeye-Brut am Ende der Wachstumssaison. Die koexistierenden Attraktoren mit den Perioden 4 und 2 sind farblich voneinander abgesetzt. Die für dieses Diagramm verwendeten Parameterwerte sind: $\lambda = 0,85$, $I_S = 10$, $I_R = 2$, $c_S = 1$, $c_R = 0,2$, $\alpha_S = 1,1$, $\alpha_R = 0,3$, $\gamma_S = 0,2$, $\epsilon = 0,1$, $K_0 = 2,5$ und $\kappa_0 = 0,1$.

reichend nahe an der Bifurkation geht τ linear mit dem Abstand von der Bifurkation gegen 0 (Abbildung 5.11a).

Zuletzt wurde der Durchmesser des Einzugsbereichs des Attraktors mit einem eindimensionalen Querschnitt entlang der Richtung der ersten Lachspopulation gemessen. Dafür wurden Simulationsläufe mit unterschiedlichen Anfangswerten, die entlang dieses Querschnitts verteilt waren, durchgeführt. Die Trajektorien, die zum Periode-2-Attraktor zurückkehren, bestimmen die Ausdehnung seines Einzugsbereichs entlang dieser Richtung im Phasenraum. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sind in Abbildung 5.11b dargestellt. Es wird das für eine subkritische Bifurkation charakteristische Wurzelgesetz als Funktion des Abstands von der Bifurkation gefunden.

Diese Ergebnisse bestätigen, dass der zweite Attraktor in einer subkritischen Neimark-Sacker-Bifurkation entsteht. Diese Bifurkation hängt eng mit der Bifurkation zusammen, die den Periode-4-Attraktor erzeugt. Der zugrundeliegende Mechanismus wird im Folgenden mit analytischen Betrachtungen aufgeklärt.

Lineare Stabilitätsanalyse der primären Instabilität

Für das beobachtete Bifurkationsszenario ist es notwendig, dass in der Nähe einer Neimark-Sacker-Bifurkation mit starker Resonanz der Ordnung 1:4 eine weitere Bifurkation auftritt, die den anfänglich instabilen Orbit der Periode 2 erzeugt. Die Bedingungen hierfür können durch eine Linearisierung der Poincaré-Abbildung um den Fixpunkt in der Nähe der primären Instabilität ermittelt werden.

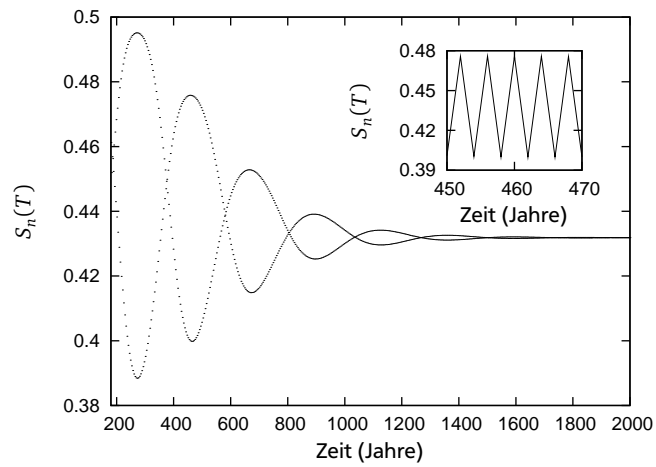


Abbildung 5.10: Trajektorie, die sich dem Attraktor der Periode 2 annähert. $\kappa = 5,45$, alle anderen Parameter sind wie in Abbildung 5.9. Es ist nur jeder zweite Datenpunkt dargestellt. Die Vergrößerung zeigt einen Ausschnitt der Trajektorie.

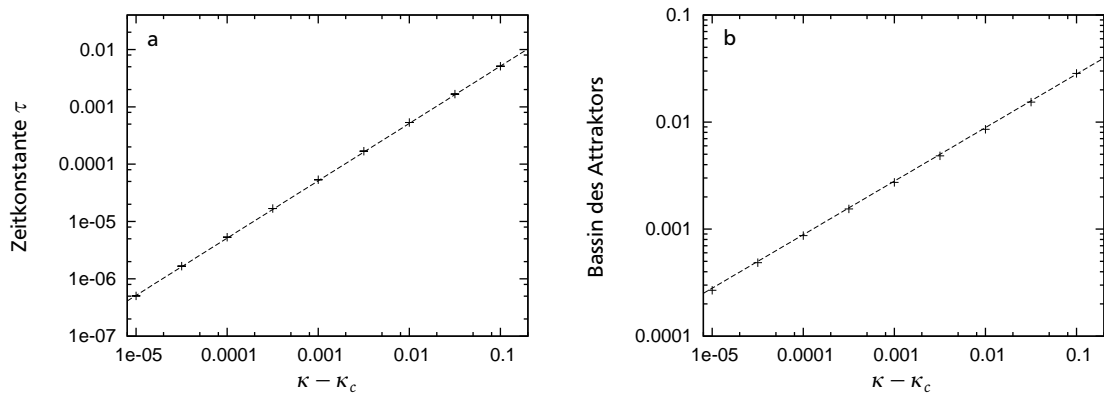


Abbildung 5.11: Dämpfungsrate der Trajektorie bei Annäherung an den Periode-2-Attraktor (a) und Größe des Einzugsbereichs des Attraktors (b) als Funktion des Abstands vom Bifurkationspunkt $\kappa_c = 5,356111 \pm 5 \cdot 10^{-7}$. Die gestrichelten Linien sind an die Datenpunkte gefittete Potenzgesetze mit Exponenten 1 (a) und $1/2$ (b).

Es wird der allgemeinere Fall betrachtet, in dem die Lachse, die im Alter von drei Jahren laichen, nicht vernachlässigt werden. Die Anschlussbedingung für die Lachse wird damit zu

$$S_{n+1}(0) = \gamma_S(\epsilon_1 S_{n-2}(T) + (1 - \epsilon_1 - \epsilon_2)S_{n-3}(T) + \epsilon_2 S_{n-4}(T)). \quad (5.19)$$

Hier ist ϵ_1 der Anteil der im Alter von drei Jahren laichenden Lachse und ϵ_2 ist der Anteil der im Alter von 5 Jahren laichenden Lachse. Die übrigen Gleichungen des Modells ((5.10)-(5.12)) werden nicht verändert. Die Poincaré-Abbildung (5.14) hat damit die Form

$$\begin{aligned} S_{n+1}(T) &= h_S(\epsilon_1 S_{n-2}(T) + (1 - \epsilon_1 - \epsilon_2)S_{n-3}(T) + \epsilon_2 S_{n-4}(T), R_n(T)) \\ R_{n+1}(T) &= h_R(\epsilon_1 S_{n-2}(T) + (1 - \epsilon_1 - \epsilon_2)S_{n-3}(T) + \epsilon_2 S_{n-4}(T), R_n(T)) \end{aligned} \quad (5.20)$$

und die um den Fixpunkt linearisierte Abbildung ist durch

$$\begin{pmatrix} \delta S_{n+1} \\ \delta S_n \\ \delta S_{n-1} \\ \delta S_{n-2} \\ \delta S_{n-3} \\ \delta R_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & a\epsilon_1 & a(1 - \epsilon_1 - \epsilon_2) & a\epsilon_2 & b \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \bar{a}\epsilon_1 & \bar{a}(1 - \epsilon_1 - \epsilon_2) & \bar{a}\epsilon_2 & \bar{b} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \delta S_n \\ \delta S_{n-1} \\ \delta S_{n-2} \\ \delta S_{n-3} \\ \delta S_{n-4} \\ \delta R_n \end{pmatrix} \quad (5.21)$$

gegeben. Die Parameter a , b , \bar{a} und \bar{b} sind weiterhin die partiellen Ableitungen der Poincaré-Abbildung am Fixpunkt (siehe Gleichung (5.16)).

Die Eigenwerte μ der Matrix in Gleichung (5.21), die die Bifurkation bestimmen, erfüllen die charakteristische Gleichung

$$\mu^5(\bar{b} - \mu) + (\epsilon_1 \mu^2 + (1 - \epsilon_1 - \epsilon_2)\mu + \epsilon_2)(b\bar{a} - a(\bar{b} - \mu)) = 0. \quad (5.22)$$

Der Mechanismus, der der Bifurkation zugrunde liegt, die den Fixpunkt destabilisiert, kann durch einen störungstheoretischen Ansatz untersucht werden. Wie zuvor gilt auch hier, dass, wenn nur die Parameter a , b und \bar{b} ungleich null sind, eine entartete Bifurkation auftritt: Wenn a von einem Wert kleiner als 1 auf einen Wert größer als 1 erhöht wird, gehen vier Eigenwerte, die durch die vierten Wurzeln von a gegeben sind, gleichzeitig über den Einheitskreis. Diese Entartung wird aufgehoben, wenn auch die anderen Parameter ungleich null sind. Um einige analytische Erkenntnisse erhalten zu können, wird aber angenommen, dass die Parameter ϵ_1 , ϵ_2 und \bar{a} so klein sind, dass die Änderung von μ näherungsweise durch eine Taylorentwicklung in $(a - 1)$ in der Nähe der Bifurkation berechnet werden kann.

Durch implizite Differentiation von Gleichung (5.22) erhält man die relative Änderung der Eigenwerte in der Nähe des Einheitskreises,

$$\frac{\delta\mu}{\mu_0} = \frac{a-1}{4} - \begin{cases} \frac{(-b)\bar{a}}{4(1-\bar{b})} & \text{für } \mu_0 = 1 \\ \frac{\epsilon_1 + \epsilon_2}{2} - \frac{(-b)\bar{a}}{4(1+\bar{b})} & \text{für } \mu_0 = -1 \\ \frac{\epsilon_1 + \epsilon_2}{4} - \frac{(-b)\bar{a}\bar{b}}{4(1+\bar{b}^2)} \mp \frac{i}{4} \left(\epsilon_1 - \epsilon_2 + \frac{(-b)\bar{a}}{4(1+\bar{b}^2)} \right) & \text{für } \mu_0 = \pm i \end{cases} \quad (5.23)$$

in der μ_0 die Eigenwerte des ungestörten Falls bezeichnet. Der Realteil des Verhältnisses $\delta\mu/\mu_0$ bestimmt die Stabilitätseigenschaften der entsprechenden Eigenmode. Solange der Parameter \bar{b} nicht zu klein ist (also die Dämpfung der Forellen nicht zu stark ist), dominiert der negative Beitrag zur Änderung des positiven reellen Eigenwertes (der Fall $\mu_0 = 1$), und diese Mode bleibt stabil, wenn der Bifurkationsparameter $a-1$ verändert wird. Es ist daher nicht zu erwarten, dass eine Sattel-Knoten-Bifurkation auftritt. Die Reihenfolge der anderen beiden Fälle, eine durch einen negativen Eigenwert verursachte Periodenverdopplungsbifurkation (der Fall $\mu_0 = -1$) oder eine stark resonante Neimark-Sacker-Bifurkation (der Fall $\mu_0 = \pm i$), wird durch das Verhältnis der Parameter bestimmt, die die Entartung aufheben. Wenn $\epsilon_1 + \epsilon_2$ hinreichend groß ist im Vergleich zu \bar{a} , tritt die Neimark-Sacker-Bifurkation zuerst auf, da der Betrag des negativen Beitrags zum zweiten Fall in Gleichung (5.23) größer ist als der Betrag des negativen Beitrags im dritten Fall. Als quantitative Bedingungen liefert Gleichung (5.23) für die Unterdrückung der Sattel-Knoten-Bifurkation die Ungleichung

$$\frac{(-b)\bar{a}}{1-\bar{b}^2} > \epsilon_1 + \epsilon_2, \quad (5.24)$$

während die Neimark-Sacker-Bifurkation der Periodenverdopplungsbifurkation vorausgeht, falls

$$\epsilon_1 + \epsilon_2 > \frac{(-b)\bar{a}(1-\bar{b})}{(1+\bar{b})(1+\bar{b}^2)} \quad (5.25)$$

erfüllt ist (es sei daran erinnert, dass $b < 0$ und $0 < \bar{b} < 1$ ist).

Diese Überlegungen zeigen, dass die Oszillationsperiode der Population nahe 4 ist, solange die Kopplung zwischen den verschiedenen Brutlinien der Lachse und zwischen den Lachsen und den Regenbogenforellen klein ist verglichen mit der Kopplung zwischen den adulten Lachsen und ihren Nachkommen (also $\epsilon_1 \ll 1$, $\epsilon_2 \ll 1$ und $\bar{a} \ll 1$). Wenn die Kopplung zwischen den Brutlinien endlich ist und über einem Schwellenwert liegt, der durch die schwache Kopplung zwischen den Lachsen und den Forellen (also durch den Parameter \bar{a}) bestimmt ist, wird die mit Periode 4 oszillierende Mode zuerst instabil, wenn der Bifurkationsparameter $a-1$ erhöht wird. Die beiden komplex-konjugierten Eigenwerte überschreiten den Einheitskreis daher als erste, gefolgt von

dem Eigenwert auf der negativen reellen Achse. Zusätzlich muss jedoch gefordert werden, dass die Dämpfungsrate der Forellen nicht zu groß ist, damit die Sattel-Knoten-Bifurkation nicht auftritt. Tatsächlich schließen sich die beiden Bedingungen in den Gleichungen (5.24) und (5.25) im Grenzfall $\bar{b} \rightarrow 0$ gegenseitig aus. Die Dynamik der Prädatoren spielt also eine wesentliche Rolle und das beschriebene Szenario träte nicht auf, wenn eine adiabatische Elimination der Forellenpopulation möglich wäre.

Das in den Computersimulationen gefundene Szenario, in dem zuerst eine Neimark-Sacker-Bifurkation auftritt und dann eine Periodenverdopplungsbifurkation, ist damit ein generisches Szenario in dieser Art von Systemen. Mit der linearen Analyse können die Stabilitätseigenschaften des Periode-2-Orbits, der in der Periodenverdopplungsbifurkation entsteht, nicht verfolgt werden. Dieser Orbit übernimmt aber offensichtlich die Stabilitätseigenschaften des Fixpunktes nach der Neimark-Sacker-Bifurkation. Ohne eine aufwendige Berechnung der Normalform kann nicht ohne weiteres gesagt werden, ob die beiden instabilen komplex-konjugierten Eigenwerte sich zurück in den Einheitskreis bewegen. Ein derartiges Wiedereintrittsverhalten ist jedoch an sich nicht ungewöhnlich. Die hier präsentierten analytischen Überlegungen haben zumindest gezeigt, dass die stabilen Periode-2- und Periode-4-Oszillationen durch die gleiche entartete Neimark-Sacker-Bifurkation entstehen und es konnten Bedingungen für das Auftreten dieses Szenarios abgeleitet werden.

Schlussfolgerungen

Das Drei-Spezies-Modell, das eingeführt wurde, um die zyklische Dominanz in Populationen der Sockeye-Lachse zu erklären, kann als Modellsystem für die Koexistenz zweier Attraktoren mit den Perioden 2 und 4 dienen. Das ist bemerkenswert, da ein derartiges Verhalten die Kodimension 3 hat: Es erfordert eine Neimark-Sacker-Bifurkation mit einer Periode nahe 4 sowie zusätzlich einen dritten Eigenwert, der den Einheitskreis für einen nahegelegenen Wert des Bifurkationsparameters überschreitet. Hier wurden Bedingungen identifiziert, unter denen diese Bifurkation hoher Kodimension keine Feineinstellung der Parameter benötigt.

Als erstes ist der periodische Antrieb des Systems durch die jahreszeitlich variierende Biomassenproduktion und das diskrete Wanderungs- und Laichverhalten der Lachse zu nennen, der die starke Resonanzbedingung der Neimark-Sacker-Bifurkation liefert und die Reduktion des Systems auf ein zeit-diskretes dynamisches Modell erlaubt. Die zweite wichtige Bedingung ist, dass die Prädatoren aktiv an der Dynamik teilnehmen und nicht in einer rein adiabatischen Beschreibung berücksichtigt werden können. Zuletzt ist eine schwache Kopplung zwischen den Brutlinien erforderlich. Während das Zooplankton zwar den Quellterm für die nichtlineare Dynamik liefert, nimmt es selbst nicht als unabhängige Variable an der Dynamik teil, da es vollständig von den Lachsen abhängt.

Die Betrachtungen in diesem Abschnitt basieren auf einem einfachen, aber realistischen Modell (Gleichung (5.10)), aber die Schlussfolgerungen haben eine größere Reichweite, da die diskrete Dynamik, Gleichung (5.20), nur wenige generische Eigenschaften des Systems berücksichtigt. Populationsmodelle mit diskreten Generationen

können daher eine natürliche Situation darstellen für ein Szenario, von dem allgemein angenommen wird, dass es sehr unwahrscheinliche, spezielle Bedingungen erfordert.



6 Zusammenfassung und Ausblick

In dieser Arbeit wurden verschiedene Ansätze zur Beschreibung strukturierter biologischer Populationen untersucht. Das erste Modell unterteilt Populationen in ein juveniles und ein adultes Stadium. Dies kann als natürliche Weiterentwicklung der klassischen Beschreibung von Populationsdynamik mittels gewöhnlicher Differentialgleichungen für die Populationsgröße oder die Gesamtbiomasse der Population aufgefasst werden. Der stadienstrukturierte Ansatz erlaubt es, von der Populationsdichte abhängige Prozesse wie körperliches Wachstum und Reifung vom Jung- zum Alttier, die in der klassischen Darstellung vernachlässigt werden, zu berücksichtigen. Ebenso können dadurch Unterschiede im Jagdverhalten der Stadien sowie in der Verwundbarkeit gegenüber Prädatoren berücksichtigt werden. Die grundlegende mathematische Struktur der Beschreibung der Dynamik als kontinuierliches dynamisches System bleibt jedoch erhalten.

Es wurde gezeigt, dass stadienstrukturierte Populationen oft entweder durch juvenile oder adulte Individuen dominiert sind. Aufgrund der hohen Konkurrenz innerhalb des dominanten Stadiums limitiert dessen Biomassenproduktionsrate die Größe der Gesamtpopulation. Es wurde ferner gezeigt, dass diese unterschiedlichen Populationszustände über weite Parameterbereiche als alternative Attraktoren der Dynamik koexistieren können, wenn Juvenile und Adulte unterschiedliche Ressourcen konsumieren. Die Kenntnis der Umstände, unter denen alternative stabile Zustände auftreten, sowie der Bifurkationen, in denen Übergänge zwischen den Populationszuständen stattfinden können, hilft unter anderem zu verstehen, warum kollabierte Fischbestände sich nicht erholen können, obwohl Schutzmaßnahmen dies eigentlich ermöglichen sollten [94]. Hysterese, die einen Übergang zwischen den Populationszuständen in beide Richtungen erlaubt, tritt in bestimmten Situationen nicht auf. Wenn die Entwicklungszeit von juvenilen Individuen durch die Modellierung mehrerer konsekutiver Stadien genauer beschrieben wird, wird der durch geringe adulte Reproduktion regulierte Populationszustand aufgrund einer Regulationsverzögerung instabil und die Populationsgröße beginnt mit einer Periode, die etwa der Generationsdauer entspricht, zu oszillieren.

Um die Auswirkungen der Populationsheterogenität auf die Dynamik und die Stabilität komplexer Artengemeinschaften zu untersuchen, wurde ein Nahrungsnetzmodell entwickelt, das mit Hilfe allgemeiner und empirisch belegter Trends trophische Interaktionen auf Grundlage der Körpermassen der Spezies bzw. Stadien generiert. Da die Stadien einer Population unterschiedliche mittlere Körpermassen haben, bietet dies einen natürlichen Rahmen, um zu berücksichtigen, dass die ontogenetischen Stadien unterschiedliche Prädatoren und Ressourcen haben. Zusätzlich wurde das Netzwerkmodell verwendet, um die Auswirkungen körpergrößenabhängiger Interaktionsstärken in komplexen Netzwerken zu testen. Es wurde nachgewiesen, dass strukturierte Populationen aufgrund der Flexibilität der Populationsstruktur die Stabilität ökologischer Artengemeinschaften erhöhen. Gleiches gilt für die Annahmen bezüglich der körpermassenabhängigen Interaktionsstärken, die Räuber-Beute-Links mit sehr großen oder

sehr kleinen Körpermassenverhältnissen abschwächen. Diese sind in der Regel mit omnivoren trophischen Interaktionen assoziiert, von denen bekannt ist, dass sie die Dynamik der Netzwerke destabilisieren können [34, 159]. In den erzeugten körpermassenbasierten Modellnetzwerken wurde anders als in vielen anderen theoretischen Arbeiten ein positiver Zusammenhang zwischen der Größe der Netzwerke (der Diversität der Arten) und der Stabilität der Netzwerke gefunden. Damit wird eine lange bestehende Auffassung empirischer Ökologen unterstützt, die aus der Prävalenz komplexer Ökosysteme in der Natur gefolgert wird.

Dieser Teil der Arbeit bietet einen interessanten Anknüpfungspunkt für weitere Forschungen. Das Netzwerkmodell wurde an erster Stelle entwickelt, um die Auswirkungen stadienstrukturierter Populationen und körpermassenabhängigen Jagdverhaltens auf komplexe Nahrungsnetze zu untersuchen. Die Regeln, nach denen Links zwischen Spezies erzeugt werden, sind zwar durch empirische Beobachtungen motiviert, aber das Modell wurde nicht benutzt, um bestimmte, reale Netzwerke zu rekonstruieren. Die durchgeführten Untersuchungen der Topologie der Modellnetzwerke waren daher auch nur kursorisch und haben lediglich bestätigt, dass die erzeugten Netzwerkstrukturen allgemeine Eigenschaften von Nahrungsnetzen hinreichend realistisch beschreiben. Eine Weiterentwicklung des Modells, so dass es ähnlich wie beispielsweise das Nischenmodell verwendet werden kann, um die Topologie realer Nahrungsnetze zu reproduzieren, ist jedoch gut vorstellbar.

Modelle, die die Strukturen realer Nahrungsnetze reproduzieren bzw. vorhersagen können, sind in zweierlei Hinsicht interessant. Zunächst ist es möglich, aus den Regeln, die das Netzwerkmodell konstituieren, Rückschlüsse auf die Mechanismen zu ziehen, die natürliche Nahrungsnetze strukturieren. Darüber hinaus können mit den generierten Modellnetzwerken Untersuchungen über allgemeine Eigenschaften von Nahrungsnetzen durchgeführt werden, ähnlich denen, die in dieser Arbeit durchgeführt wurden. Für diese Anwendung ist eine zuverlässige Beschreibung realer Nahrungsnetzstrukturen wünschenswert, um die Übertragbarkeit der theoretischen Untersuchungsergebnisse auf die natürlichen Systeme sicherstellen zu können. Das Nischenmodell konstruiert auf der Grundlage von nur zwei Eingangsparametern (der Diversität S und des Verknüpfungsgrades C des zu reproduzierenden realen Netzwerks) mit Hilfe sehr einfacher, stochastischer Regeln Nahrungsnetze, deren topologische Charakteristika oft sehr gut mit denen des betrachteten realen Nahrungsnetzes übereinstimmen. Das körpermassenbasierte Netzwerkmodell würde statt des Verknüpfungsgrades des Netzwerkes die Körpermassen der vorkommenden Arten als Eingangsparameter nehmen. Wie der Verknüpfungsgrad können sie sehr leicht und zuverlässig aus den natürlichen Systemen ermittelt werden.

Der zweite in dieser Dissertation diskutierte Ansatz zur Beschreibung strukturierter Populationen geht von einer Unterteilung der Populationen in diskrete Alterskohorten aus. Er eignet sich folglich zur Beschreibung von Populationen, in denen Reproduktion nur in diskreten Zeitabständen erfolgt. Dies tritt z. B. auf, wenn die Populationsdynamik durch jahreszeitlichen Einfluss periodisch getrieben ist. Davon ausgehend wurde ein mathematisches Modell entwickelt, das die Dynamik zwischen zwei Reproduktionseignissen, in denen Nahrungsaufnahme, körperliches Wachstum und Mortalität stattfin-

den, mit kontinuierlichen dynamischen Gleichungen beschreibt, und das Reproduktion und Alterung als diskrete Aktualisierung der Biomassen der Alterskohorten modelliert.

Mit diesem Ansatz wurde ein einfaches, aber nichtsdestoweniger realistisches Drei-Spezies-Modell entwickelt, mit dem das Phänomen der zyklischen Dominanz in Populationen der pazifischen Sockeye-Lachse erklärt werden konnte. Das Modell lässt sich auf eine diskrete Abbildung zurückführen, in der der periodische Attraktor in einer Neimark-Sacker-Bifurkation entsteht. Die beobachtete ganzzahlige Periode von 4 Jahren tritt aufgrund einer starken Resonanz der Ordnung 1:4 auf. Es wurde nachgewiesen, dass für das Auftreten dieser Bifurkation die Kopplung zwischen den Brutlinien der Lachse und die Dynamik ihrer Prädatoren nicht vernachlässigt werden darf.

Auch dieser Teil der Arbeit bietet einen vielversprechenden Ansatzpunkt für weitergehende Forschung: Der Mechanismus, der den Populationsoszillationen zugrunde liegt, hängt nicht von den Details der kontinuierlichen Populationsdynamik zwischen zwei Reproduktionsereignissen ab. Er kann daher auch in Populationen anderer Spezies auftreten, die nur wenige allgemeine Eigenschaften mit den Sockeye-Lachsen gemeinsam haben. Dazu gehören im Wesentlichen periodisch getriebene Reproduktion und die Kopplung der Dynamik an einen Prädatoren oder an eine bestimmte Ressource. Es bleibt somit zu untersuchen, inwieweit der in dieser Arbeit gefundene und in der Literatur noch nicht beschriebene Mechanismus zur Erzeugung von Populationsoszillationen auch in anderen Spezies wie etwa verschiedenen Insektenarten eine Rolle spielt.

Zusammenfassend wurde in dieser Arbeit gezeigt, dass die Berücksichtigung der internen Struktur von Populationen notwendig ist, um bestimmte dynamische Phänomene erklären zu können. Mit einer Beschreibung, die diese Struktur vernachlässigt, sind Effekte wie das Auftreten bzw. die Koexistenz unterschiedlicher Populationszustände nicht sichtbar. Zudem erklärt die Flexibilität der Zusammensetzung von Populationen einen Teil der Stabilität komplexer ökologischer Systeme.



Literaturverzeichnis

- [1] Drossel, B. 2001. Biological evolution and statistical physics. *Advances in Physics* 50:209–295.
- [2] Solé, R. V. & Manrubia, S. C. 1996. Extinction and self-organized criticality in a model of large-scale evolution. *Physical Review E* 54:R42–R45.
- [3] Guill, C. 2010. A model of large-scale evolution of complex food webs. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena* 5:139–158.
- [4] Murray, J. D. 2002. *Mathematical Biology*. 3. Edition. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- [5] Guill, C. 2009. Alternative dynamical states in stage-structured consumer populations. *Theoretical Population Biology* 76:168–178.
- [6] Blasius, B., Huppert, A. & Stone, L. 1999. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature* 399:354–359.
- [7] Huisman, J. & Weissing, F. J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402:407–410.
- [8] Darwin, C. 1876. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6. überarbeitete Edition. John Murray, London.
- [9] Dobson, A., Lodge, D., Alder, J., Cumming, G. S., Keymer, J., McGlade, J., Mooney, H., Rusak, J. A., Sala, O., Wolters, V., Wall, D., Winfree, R. & Xenopoulos, M. A. 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* 87:1915–1924.
- [10] Odum, E. P. 1953. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia.
- [11] MacArthur, R. H. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36:533–536.
- [12] Elton, C. S. 1958. *Ecology of invasions by animals and plants*. Chapman & Hall, London.
- [13] Gardner, M. R. & Ashby, W. R. 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature* 228:784.
- [14] May, R. M. 1973. Will a large complex system be stable? *Nature* 238:413–414.
- [15] May, R. M. 1974. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.

-
- [16] McCann, K. S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405:228–233.
- [17] Montoya, J. M., Pimm, S. L. & Sole, R. V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442:259–264.
- [18] Grimm, V. & Wissel, C. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323–334
- [19] Garcia-Domingo, J. L. & Saldaña, J. 2007. Food-web complexity emerging from ecological dynamics on adaptive networks. *Journal of Theoretical Biology* 247:819–826.
- [20] Kartascheff, B., Guill, C. & Drossel, B. 2009. Positive complexity-stability relations in food web models without foraging adaptation. *Journal of Theoretical Biology* 259:12–23.
- [21] Dunne, J. A., Williams, R. J. & Martinez, N. D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5:558–567.
- [22] Uchida, S. & Drossel, B. 2007. Relation between complexity and stability in food webs with adaptive behavior. *Journal of Theoretical Biology* 247:713–722.
- [23] Dunne, J. A. 2006. The network structure of food webs. Seiten 27–86 in Pascual, M. & Dunne, J. A. (Ed.) *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, Oxford.
- [24] Martinez, N. D., Williams, R. J. & Dunne, J. A. 2006. Diversity, complexity, and persistence in large model ecosystems. Seiten 163–185 in Pascual, M. & Dunne, J. A. (Ed.) *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, Oxford.
- [25] Cohen, J. E. & Newman, C. M. 1985. A stochastic theory of community food webs: I. models and aggregated data. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 224:421–448.
- [26] Cohen, J. E., Briand, F. & Newman, C. M. 1990. *Community Food Webs: Data and Theory*. Springer Verlag, New York.
- [27] Williams, R. J., & Martinez, N. D. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180–183.
- [28] Stouffer, D. B., Camacho, J., Guimerà, R., Ng, C. A. & Nunes Amaral, L. A. 2005. Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. *Ecology* 86:1301–1311.
- [29] Allesina, S., Alonso, D. & Pascual, M. 2008. A general model for food web structure. *Science* 320:658–661.

-
- [30] Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Baltensperger, R. & Gabriel, J.-P. 2004. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature* 427:835–839.
- [31] Rossberg, A. G., Matsuda, H., Amemiya, T. & Itoh, K. 2005. An explanatory model for food-web structure and evolution. *Ecological Complexity* 2:312–321.
- [32] Rossberg, A. G., Matsuda, H., Amemiya, T. & Itoh, K. 2006. Food webs: Experts consuming families of experts. *Journal of Theoretical Biology* 241:552–563.
- [33] Yodzis, P. 1981. The stability of real ecosystems. *Nature* 289:674–676.
- [34] McCann, K., Hastings, A. & Huxel, G. R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395:794–798.
- [35] Neutel, A.-M., Heesterbeek, J. A. P. & de Ruiter, P. C. 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science* 296:1120–1123.
- [36] Gross, T., Rudolf, L., Levin, S. A. & Diekmann, U. 2009. Generalized models reveal stabilizing factors in food webs. *Science* 325:747–750.
- [37] Berlow, E. L., Neutel, A.-M., Cohen, J. E., de Ruiter, P. C., Ebenman, B., Emmerson, M., Fox, J. W., Jansen, V. A. A., Jones, J. I., Kokkoris, G. D., Logofet, D. O., McKane, A. J., Montoya, J. M. & Petchey, O. 2004. Interaction strength in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73:585–598.
- [38] Cohen, J. E., Pimm, S. L., Yodzis, P. & Saldaña, J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62:67–78.
- [39] Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banašek-Richter, C., Bersier, L.-F., Blanchard, J. L., Brey, T., Carpenter, S. R., Cattin, Blandenier, M.-F., Cushing, L., Dawah, H. A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M. E., Martinez, N. D., Memmott, J., Mintenbeck, K., Pinnegar, J. K., Rall, B. C., Rayner, T. S., Reuman, D. C., Ruess, L., Ulrich, W., Williams, R. J., Woodward, G. & Cohen J. E. 2006. Consumer-resource body size relationships in natural food webs. *Ecology* 87:2411–2417.
- [40] Warren, P. H. & Lawton, J. H. 1987. Invertebrate predator-prey body size relationships – an explanation for upper-triangular food webs and patterns in food web structure. *Oecologia* 74:231–235.
- [41] Loeuille, N. & Loreau, M. 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:5761–5766.
- [42] Petchey, O. L., Beckerman, A. P., Riede, J. O. & Warren, P. H. 2008. Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:4191–4196.

-
- [43] Allesina, S. 2010. Predicting trophic relations in ecological networks: a test of the allometric diet breadth model. *Journal of Theoretical Biology*, in Druck (doi:10.1016/j.jtbi.2010.06.040).
- [44] Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6:315–353.
- [45] Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M. & West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- [46] Emmerson, M. & Raffaelli, D. 2004. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology* 73:399–409.
- [47] Yodzis, P. & Innes, S. 1992. Body size and consumer-resource dynamics. *American Naturalist* 139:1151–1175.
- [48] Brose, U., Williams, R. J. & Martinez, N. D. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9:1228–1236.
- [49] Kartascheff, B., Heckmann, L., Drossel, B. & Guill, C. 2010. Why allometric scaling enhances stability in food web models. *Theoretical Ecology* 3:195–208.
- [50] Persson, L., Leonardsson, K., de Roos, A. M., Gyllenberg, M. & Christensen, B. 1998. Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model. *Theoretical Population Biology* 54:270–293.
- [51] Wahlström, E., Persson, L., Diehl, S. & Byström, P. 2000. Size-dependent foraging efficiency, cannibalism and zooplankton community structure. *Oecologia* 123:138–148.
- [52] Brose, U., Ehnes, R. B., Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Berlow, E. L. & Scheu, S. 2008. Foraging theory predicts predator-prey energy fluxes. *Journal of Animal Ecology* 77:1072–1078.
- [53] Vucic-Pestic, O., Rall, B. C., Kalinkat, G. & Brose, U. 2010. Allometric functional response model: body masses constrain interaction strengths. *Journal of Animal Ecology* 79:249–256.
- [54] Aljetlawi, A. A., Sparrevik, E. & Leonardsson, K. 2004. Prey-predator size-dependent functional response: derivation and rescaling to the real world. *Journal of Animal Ecology* 73:239–252.
- [55] Lotka, A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins company, Baltimore.
- [56] Volterra, V. 1926. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. Nachdruck und Übersetzung ins Englische in: ICES *Journal of Marine Science*, 1928, 3:3–51.
- [57] Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91:385–399.
-

-
- [58] Murdoch, W. W. & Oaten, A. 1975. Predation and Population Stability. *Advances in Ecological Research* 9:1–131.
- [59] Williams, R. J. & Martinez, N. D. 2004. Stabilization of chaotic and non-permanent food-web dynamics. *European Physical Journal B* 38:297–303.
- [60] Beddington, J. R. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effects on searching efficiency. *Journal of Animal Ecology* 44:331–340.
- [61] De Angelis, D. L. 1975. Stability and connectance in food web models. *Ecology* 56:238–243.
- [62] Skalski, G. T. & Gilliam, J. F. 2001. Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 82:3083–3092.
- [63] Abrams, P. A. & Ginzburg, L. R. 2000. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology and Evolution* 15:337–341.
- [64] Kondoh, M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science* 299:1388–1391.
- [65] Kondoh, M. 2006. Does foraging adaptation create the positive complexity-stability relationship in realistic food-web structure? *Journal of Theoretical Biology* 238:646–651.
- [66] Abrams, P. A. 1992. Adaptive foraging by predators as a cause of predator-prey cycles. *Evolutionary Ecology* 6:56–72.
- [67] Abrams, P. A. 1999. The adaptive dynamics of consumer choice. *American Naturalist* 153:83–97.
- [68] Matsuda, H., Abrams, P. A. & Hori, M. 1993. The effect of adaptive antipredator behavior on exploitative competition and mutualism between predators. *Oikos* 68:549–559.
- [69] Huntley, M. E. & Lopez, M. D. G. 1992. Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *American Naturalist* 140:201–242.
- [70] Gaston, K. J., Chown, S. L. & Styles, C. V. 1997. Changing size and changing enemies: The case of the mopane worm. *Acta Oecologica* 18:21–26.
- [71] Lewis, E. G. 1942. On the generation and growth of a population. *Sankhyā* 6:93–96.
- [72] Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183–212.
- [73] Glasser, J. W. 1983. A model of the growth of populations composed of individuals whose probabilities of growth, reproduction and death are size-specific. *Journal of Plankton Research* 5:305–310.

-
- [74] Lefkovitch, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stage. *Biometrics* 21:1–18.
- [75] Woodward, I. O. 1982. Modelling population growth in stage-grouped organisms: a simple extension to the Leslie model.
- [76] Caswell, H. 1997. Matrix methods for population analysis. Seiten 19–58 in Tuljapurkar, S. & Caswell, H. (Ed.) *Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall, New York.
- [77] McKendrick, A. G. 1926. Applications of mathematics to medical problems. *Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society* 44:98–130.
- [78] De Roos, A. M., Metz, J. A. J., Evers, E. & Leipoldt, A. 1990. A size dependent predator-prey interaction: who pursues whom? *Journal of Mathematical Biology* 28:609–643.
- [79] De Roos, A. M. 1997. A gentle introduction to physiologically structured population models. Seiten 119–204 in Tuljapurkar, S. & Caswell, H. (Ed.) *Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall, New York.
- [80] De Roos, A. M. & Persson, L. 2001. Physiologically structured models - from versatile technique to ecological theory. *Oikos* 94:51–71.
- [81] De Roos, A. M., Schellekens, T., van Kooten, T., van de Wolfshaar, K., Claessen, D. & Persson L. 2008. Simplifying a physiologically structured population model to a stage-structured biomass model. *Theoretical Population Biology* 73:47–62.
- [82] Schreiber, S. J. & Rudolf, V. H. W. 2008. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology Letters* 11:576–587.
- [83] Werner, E. E. & Gilliam, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:393–425.
- [84] Claessen, D., de Roos, A. M. & Persson, L. 2004. Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 271:333–340
- [85] Rudolf, V. H. W. 2007. Consequences of stage-structured predators: cannibalism, behavioral effects, and trophic cascades. *Ecology* 88:2991–3003.
- [86] Claessen, D., de Roos, A. M. & Persson, L. 2000. Dwarfs and giants: cannibalism and competition in size-structured populations. *American Naturalist* 155:219–237.
- [87] De Roos, A. M., Persson, L. & Thieme, H. R. 2003. Emergent Allee effects in top predators feeding on structured prey populations. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 270:611–618.
-

-
- [88] Van Kooten, T., de Roos, A. M. & Persson, L. 2005. Bistability and an Allee effect as emergent consequences of stage-specific predation. *Journal of Theoretical Biology* 237:67–74.
- [89] Allee, W. C. 1931. *Animal Aggregations - a Study in General Sociology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- [90] De Roos, A. M., Schellekens, T., van Kooten, T. & Persson, L. 2008. Stage-specific predator species help each other to persist while competing for a single prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 16:13930–13935.
- [91] Harrison, G. W. 1986. Multiple stable equilibria in a predator-prey system. *Bulletin of Mathematical Biology* 48:137–148.
- [92] Cushing, J. M. 1992. A size-structured model for cannibalism. *Theoretical Population Biology* 42:347–361.
- [93] Chase, J. M. 1999. Food web effects of prey size refugia: variable interactions and alternative stable equilibria. *American Naturalist* 154:559–570.
- [94] Van Leeuwen, A., de Roos, A. M. & Persson, L. 2008. How cod shapes its world. *Journal of Sea Research* 60:89–104.
- [95] Hartvig, M., Andersen, K. H. & Beyer, J. E. 2010. Food web framework for size-structured populations. *arXiv:1004.4138v1*.
- [96] Godfray, H. J. C. & Hassell, M. P. 1989. Discrete and continuous insect populations in tropical environments. *Journal of Animal Ecology* 58:153–174.
- [97] Elton, C. & Nicholson, M. 1942. The ten-year cycle in numbers of lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* 11:215–244.
- [98] Murdoch, W.W., Kendall, B. E., Nisbet, R. M., Briggs, C. J., McCauley, E. & Bolder, R. 2002. Single-species models for many-species food webs. *Nature* 417:541–543.
- [99] Rounsefell, G. A. & Kelez, G. B. 1938. The salmon and salmon fisheries of Swiftsure Bank, Puget Sound, and the Fraser River. *Bulletin of the Bureau of Fisheries* 49:692–823.
- [100] Levy, D. A. & Wood, C. C. 1992. Review of proposed mechanisms for sockeye salmon population cycles in the Fraser River. *Bulletin of Mathematical Biology* 54:241–261.
- [101] Ricker, W. E. 1997. Cycles of abundance among Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:950–968.
- [102] Myers, R. A., Mertz, G., Bridson, J. M. & Bradford, M. J. 1998. Simple dynamics underlie sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) cycles. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:2355–2364.
-

-
- [103] Walters, C. J. & Woodey, J. C. 1992. Genetic models for cyclic dominance in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:281–292.
- [104] Walters, C. J. & Staley, M. J. 1987. Evidence against the existence of cyclic dominance in Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In: *Sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) population biology and future management*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 96:375–384.
- [105] Guill, C., Drossel, B., Just, W. & Carmack, E. A three-species model explaining cyclic dominance of pacific salmon. arXiv:1006.2923.
- [106] Guill, C., Reichhardt, B., Drossel, B. & Just, W. Coexistence of two periodic attractors: the degenerate Neimark Sacker bifurcation as a generic mechanism. arXiv:1007.4981.
- [107] Takeuchi, Y. 1996. *Global dynamical properties of Lotka-Volterra Systems*. World Scientific, London.
- [108] Arditi, R. & Michalski, J. 1996. Nonlinear food web models and their response to increased basal productivity. Seiten 122–133 in: Polis, G. A. & Winemiller, K. O. (Ed.) *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall, New York.
- [109] Rall, B. C., Guill, C. & Brose, U. 2008. Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos* 117:202–213.
- [110] Barcroft, J. & Hill, A. V. 1910. The nature of oxyhaemoglobin, with a note on its molecular weight. *The Journal of Physiology* 39:411–428.
- [111] Hill, A. V. 1910. The possible effects of the aggregation of the molecules of haemoglobin on its dissociation curves. *The Journal of Physiology* 40 (Supplement):iv–vii.
- [112] Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M. & Charnov, E. L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248–2251.
- [113] Krebs, C. L. 2002. *Ecology*. Benjamin Cummings, San Francisco.
- [114] Feldman, H. A. & McMahon, T. A. 1983. The 3/4 mass exponent for energy metabolism is not a statistical artifact. *Respiration Physiology* 52:149–163.
- [115] Dodds, P. S., Rothman, D. H. & Weitz, J. S. 2001. Re-examination of the 3/4-law of metabolism. *Journal of Theoretical Biology* 209:9–27.
- [116] White, C. R. & Seymour, R. S. 2003. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass^{2/3}. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:4046–4049.

-
- [117] Rubner, M. 1883. Ueber den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff- und Kraftwechsel. *Zeitschrift für Biologie* 19:535–562.
- [118] Banavar, J. R., Maritan, A. & Rinaldo, A. 1999. Size and form in efficient transportation networks. *Nature* 399:130–132.
- [119] Dodds, P. S. 2010. Optimal form of branching supply and collection networks. *Physical Review Letters* 104:048702.
- [120] West, G. B., Brown, J. H. & Enquist, B. J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122–126.
- [121] West, G. B., Brown, J. H. & Enquist, B. J. 1999. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science* 284:1677–1679.
- [122] Kolokotronis, T., Savage, V., Deeds, E. J. & Fontana, W. 2010. Curvature in metabolic scaling. *Nature* 464:753–756.
- [123] Otto, S., Rall, B. C. & Brose, U. 2007. Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature* 450:1226–1229.
- [124] Tripet, F. & Perrin, N. 1994. Size-dependent predation by *dugesia lugubris* (turbellaria) on *physa acuta* (gastropoda): experiments and model. *Functional Ecology* 8:458–463.
- [125] Byström, P., Persson, L., Wahlström, E. & Westman, E. 2003. Size- and density-dependent habitat use in predators: consequences for habitat shifts in young fish. *Journal of Animal Ecology* 72:156–168.
- [126] Vonesh, J. R. & Bolker, B. M. 2005. Compensatory larval responses shift trade-offs associated with predator-induced hatching plasticity. *Ecology* 86:1580–1591.
- [127] May, R. M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269:471–477.
- [128] Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C. & Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–596.
- [129] Schröder, A., Persson, L. & de Roos, A. M. 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. *Oikos* 110:3–19.
- [130] Noy-Meir, I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology* 63:459–481.
- [131] Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M.-L., Moss, B. & Jeppesen, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8:275–279.
- [132] Kéfi, S., Rietkerk, M., van Baalen, M. & Loreau, M. 2007. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology* 71:367–379.

-
- [133] Ives, A. R., Einarsson, A., Jansen, V. A. A. & Gardarsson, A. 2008. High-amplitude fluctuations and alternative dynamical states of midges in Lake Myvatn. *Nature* 452:84–87.
- [134] Zamamiri, A.-Q. M., Birol, G. & Hjortsø, M. A. 2001. Multiple stable states and hysteresis in continuous, oscillating cultures of budding yeast. *Biotechnology and Bioengineering* 75:305–312.
- [135] Persson, L., Amundsen, P. A., de Roos, A. M., Klementsén, A., Knudsen, R. & Primicerio, P. 2007. Culling prey promotes predator recovery - alternative stable states in a whole-lake experiment. *Science* 316:1743–1746.
- [136] Hastings, A. 1981. Multiple limit cycles in predator-prey models. *Journal of Mathematical Biology* 11:51–63.
- [137] Hofbauer, J. & So, J. W.-H. 1990. Multiple limit cycles for predator-prey models. *Mathematical Biosciences* 99:71–75.
- [138] De Roos, A. M. & Persson, L. 2003. Competition in size-structured populations: mechanisms inducing cohort formation and population cycles. *Theoretical Population Biology* 63:1–16.
- [139] De Roos, A. M., Schellekens, T., van Kooten, T., van de Wolfshaar, K., Claessen, D. & Persson, L. 2007. Food-dependent growth leads to overcompensation in stage-specific biomass when mortality increases: the influence of maturation versus reproduction regulation. *American Naturalist* 170:E59–E76.
- [140] Nicholson, A. J. 1950. Population oscillations caused by competition for food. *Nature* 165:476–477.
- [141] McCoy, M. W., Barfield, M. & Holt, R. D. 2009. Predator shadows: complex life histories as generators of spatially patterned indirect interactions across ecosystems. *Oikos* 118:87–100.
- [142] McNair, J. N. 1995. Ontogenetic patterns of density-dependent mortality: Contrasting stability effects in populations with adult dominance. *Journal of Theoretical Biology* 175:207–230.
- [143] Kuznetsov, Y. A. 2004. *Elements of Applied Bifurcation Theory*. 3. Edition. Springer Verlag, New York.
- [144] Guckenheimer, J. & Holmes, P. 1983. *Nonlinear oscillations, dynamical systems, and bifurcations of vector fields*. Springer Verlag, New York.
- [145] De Roos, A. M. 1988. Numerical Methods for structured population models: The escalator boxcar train. *Numerical Methods for Partial Differential Equations* 4:173–195.

-
- [146] Abrams, P. A. & Quince, C. 2005. The impact of mortality on predator population size and stability in systems with stage-structured prey. *Theoretical Population Biology* 68:253–266.
- [147] Abrams, P. A. 2009. When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect. *Ecology Letters* 12:462–474.
- [148] De Roos, A. M. & Persson, L. 2002. Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:12907–12912.
- [149] Virgo, N., Law, R. & Emmerson, M. 2006. Sequentially assembled food webs and extremum principles in ecosystem ecology. *Journal of Animal Ecology* 75:377–386.
- [150] Lewis, H. M. & Law, R. 2007. Effects of dynamics on ecological networks. *Journal of Theoretical Biology* 247:64–76.
- [151] Digel, C., J. Riede, and U. Brose. Allometric degree distributions across natural food webs. (in Vorbereitung)
- [152] Dunne, J., Williams, R. J. & Martinez, N. D. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Serie* 273:291–302.
- [153] Strogatz, S. H. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410:268–276.
- [154] Woodward G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A. & Warren, P. H. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* 20:402–409.
- [155] Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J. I., Lauridsen, R. B., Ledger, M. E., Lewis, H. M., Olesen, J. M., van Veen, F. J. F., Warren, P. H. & Woodward, G. 2009. Ecological networks - beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78:253–269.
- [156] Brose, U. 2010. Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology* 24:28–34.
- [157] Riede, J. O., Brose, U., Ebenman, B., Jacob, U., Thompson, R., Townsend, C. R. & Jonsson, T. Stepping in Elton's footprints: a general scaling model for body masses and trophic levels across ecosystems. *Unter Begutachtung bei Ecology Letters*.
- [158] Van de Wolfshaar, K. E., de Roos, A. M. & Persson, L. 2006. Size-dependent interactions inhibit coexistence in intraguild predation systems with life-history omnivory. *American Naturalist* 168:62–75.
- [159] Rall, B. C., Binzer, A., Kéfi, S., Schneider, F. D., Woodward, G. & Brose, U. The omnivory conundrum: allometry balances weak and strong interactions in complex food webs. (in Vorbereitung)
-

-
- [160] Hume, J. M. B., Shortreed, K. S. & Morton, K. F. 1996. Juvenile sockeye rearing capacities of three lakes in the Fraser River system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:719–733.
- [161] Ricker, W. E. 1950. Cycle dominance among the Fraser sockeye. *Ecology* 31:6–26.
- [162] Townsend, C. R. 1989. Population cycles in freshwater fish. *Journal of Fish Biology* 35 (Supplement A):125–131.
- [163] Cone, T. (Fisheries and Oceans Canada). Empirische Daten zur Größe der Sockeye-Populationen im Fraser River. Persönliche Kommunikation.
- [164] Martell, S. J. D., Walters, C. J. & Hilborn, R. 2008. Retrospective analysis of harvest management performance for Bristol Bay and Fraser River sockeye salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65:409–424.
- [165] Larkin, P. A. 1971. Simulation studies of the Adams River sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 18:1493–1502.
- [166] Hume, J., Shortreed, K. & Whitehouse, T. 2005. Sockeye fry, smolt, and nursery lake monitoring of Quesnel and Shuswap lakes in 2004. Verfügbar unter http://www.unbc.ca/qrrc/historical_research.html
- [167] Gende, S. M., Edwards, R. T., Willson, M. F. & Wipfli, M. S. 2002. Pacific salmon in aquatic and terrestrial ecosystems. *BioScience* 52:917–928.
- [168] Sebastian, D., Dolighan, R., Andrusak, H., Hume, J., Woodruff, P. & Scholten, G. 2003. Summary of Quesnel lake kokanee and rainbow trout biology with reference to sockeye salmon. Stock Management Report No. 17, Province of British Columbia.
- [169] Pauley, G. B., Risher, R. & Thomas, G. L. 1989. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest) – Sockeye salmon. US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Biological Report 82(11.116).
- [170] Healey, M. 1987. The adaptive significance of age and size at maturity in female sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In: Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) Population Biology and Future Management. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 96:110–117.
- [171] Hyatt, K. (Fisheries and Oceans Canada). Empirische Daten zur Altersstruktur der adulten Sockeye-Lachse im Fraser River. Persönliche Kommunikation.
- [172] Dolighan, R. (British Columbia Ministry of Environment). Informationen über die Bedeutung der Regenbogenforellen für den Angelsport-Tourismus in British Columbia. Persönliche Kommunikation.
-

-
- [173] Hanski, I., Turchin, P., Korpimäki, E. & Henttonen, H. 1993. Population oscillations of boreal rodents – Regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature* 364:232–235.
- [174] Ludwig, D., Jones, D. D. & Holling, C. S. 1978. Qualitative analysis of insect outbreak systems – spruce budworm and forest. *Journal of Animal Ecology* 47:315–332.
- [175] Royama, T. 1984. Population dynamics of the spruce budworm *choristoneura-fumiferana*. *Ecological Monographs* 54:429–462.
- [176] Walters, C. J. & Christensen, V. 2007. Adding realism to foraging arena predictions of trophic flows in Ecosim ecosystem models: shared foraging arenas and bout feeding. *Ecological Modelling* 209:342–350.
- [177] Di Bernardo, M., Budd, C. J., Champneys, A. R. & Kowalczyk, P. 2008. Piecewise-smooth dynamical systems: Theory and Applications. Springer Verlag, London.
- [178] Ott, E. 1993. *Chaos in Dynamical Systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [179] Gurney, W. S. C. & Nisbet, R. M. 1985. Fluctuation periodicity, generation separation, and the expression of larval competition. *Theoretical Population Biology* 28:150–180.
- [180] Marsden, A. D., Martell, S. J. D. & Sumaila, U. R. 2009. Retrospective bioeconomic analysis of Fraser River sockeye salmon fishery management. *Fisheries Research* 95:32–41.
- [181] Fair, L. F. 2003. Critical elements of Kvichak River sockeye salmon management. *Alaska Fisheries Research Bulletin* 10:95–103.
- [182] Rogers, L. A. & Schindler, D. E. 2008. Asynchrony in population dynamics of sockeye salmon in southwest Alaska. *Oikos* 117:1578–1586.
- [183] West, F. W. & Fair, L. F. 2006. Abundance, age, sex, and size statistics for pacific salmon in Bristol Bay, 2003. Fishery Data Series No. 06-47, Alaska Department of Fish and Game, Division of Sport Fish and Commercial Fisheries, Anchorage.
- [184] West, F. W., Fair, L. F., Baker, T., Morstad, S., Weiland, K., Sands, T. & Westings, C. 2009. Abundance, age, sex, and size statistics for pacific salmon in Bristol Bay, 2004. Fishery Data Series No. 09-51, Alaska Department of Fish and Game, Division of Sport Fish and Commercial Fisheries, Anchorage.



Danksagung

An erster Stelle danke ich Barbara Drossel und Ulrich Brose für das Bereitstellen des Forschungsthemas, für die Freiheit, die sie mir bei dessen Bearbeitung gelassen haben, und für die umfassende Betreuung und Förderung, die ich von ihnen erhalten habe.

Den Mitgliedern beider Arbeitsgruppen danke ich für eine freundschaftlich-kollegiale Arbeitsatmosphäre.

Für zahlreiche lehrreiche Diskussionen über Nahrungsnetze und Populationsdynamik danke ich besonders Satoshi Uchida, Boris Kartascheff, Sebastian Plitzko, Lotta Heckmann und Laurin Lengert.

Für das Am-Leben-Halten des Computerclusters sowie für die stete Hilfe bei all den großen und kleinen Problemen rund um alles, was einen Stecker hat, geht ein spezieller Dank an Tiago de Paula Peixoto und an Daniel Löb.

Anke, Lotta, Laurin und Sebastian danke ich ganz herzlich für das Korrekturlesen der Arbeit. Ohne ihre Mithilfe wäre diese Arbeit vermutlich nicht lesbar.

Zuletzt danke ich Anke für Motivation und Unterstützung in allen Phasen der Arbeit und weit darüber hinaus.

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Christian Pierre Guill
Wohnort: Wachtelweg 69, Darmstadt
Geburtsdatum und -ort: 05. Oktober 1983, Trier
Nationalität: deutsch / luxemburgisch

Bildungsweg

1990–1994: Grundschule Wiepenkathen (Stade)
1994–1996: Orientierungsstufe Hohenwedel (Stade)
1996–2002: Vincent-Lübeck-Gymnasium (Stade)
2002: Abitur, Note: 1,1

2002–2004: Studium der Physik, Universität Potsdam
2004: Vordiplom in Physik, Note: 1,1
2004–2007: Studium der Physik, Technische Universität Darmstadt
2007: Diplom in Physik, Note: 1,0 (mit Auszeichnung)
Diplomarbeit in der AG Drossel zum Thema
Komplexität evolvierender Nahrungsnetze
seit 2007: Doktorarbeit in der AG Drossel zum Thema
Dynamik alters- und stadienstrukturierter Populationen

Publikationsliste

Begutachtete Veröffentlichungen

- Rall, B., Guill, C. & Brose, U. 2008. Food-web connectance and predator interference dampen the paradox of enrichment. *Oikos* 117:202–213.
- Guill, C. & Drossel, B. 2008. Emergence of complexity in evolving niche-model food webs. *Journal of Theoretical Biology* 251:108–120.
- Guill, C. 2009. Alternative dynamical states in stage-structured consumer populations. *Theoretical Population Biology* 76:168–178.
- Kartascheff, B., Guill, C. & Drossel, B. 2009. Positive complexity-stability relations in food web models without foraging adaptation. *Journal of Theoretical Biology* 259:12–23.
- Guill, C. 2010. A model of large-scale evolution of complex food webs. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena* 5:139–158.
- Kartascheff, B., Heckmann, L., Drossel, B. & Guill, C. 2010. Why allometric scaling enhances stability in food web models. *Theoretical Ecology* 3:195–208.

Eingereichte Veröffentlichungen

- Guill, C., Drossel, B., Just, W. & Carmack, E. A three-species model explaining cyclic dominance of pacific salmon. [arXiv:1006.2923](https://arxiv.org/abs/1006.2923).
- Guill, C., Reichhardt, B., Drossel, B. & Just, W. Coexistence of two periodic attractors: the degenerate Neimark Sacker bifurcation as a generic mechanism. [arXiv:1007.4981](https://arxiv.org/abs/1007.4981).

Veröffentlichungen in Vorbereitung

- Guill, C. & Brose, U. Ontogenetic stage structure and size-dependent capture rates enhance food-web stability.
- Heckmann, L., Guill, C., Brose, U. & Drossel, B. The combined effect of allometric scaling and adaptive foraging on the stability of model food webs.
- Plitzko, S., Guill, C. & Drossel, B. Complexity-stability relations in generalised food-web models with realistic parameters.
- Lengert, L., Guill, C. & Drossel, B. Coexistence and phenology of mass-selective predators.

Tagungsbeiträge

- Guill, C. & Drossel, B. 2007. Emergence of complexity in evolving model food webs. Poster auf der Frühjahrstagung der Deutschen Physikalischen Gesellschaft 2007 in Regensburg.
- Guill, C. & Drossel, B. 2008. Population Dynamics in Food Webs with Structured Populations. Vortrag auf der Frühjahrstagung der Deutschen Physikalischen Gesellschaft 2008 in Berlin.
- Guill, C., Drossel, B., Just, W. & Carmack, E. 2010. Cyclic dominance of sockeye salmon is due to a strong resonance. Vortrag auf dem March Meeting der American Physical Society 2010 in Portland, Oregon.
- Guill, C. & Brose, U. 2010. Ontogenetic stage structure and size-dependent capture rates enhance food web stability. Vortrag auf der Jahrestagung der British Ecological Society 2010 in Leeds.

Gutachter für die Journale:

Ecological Complexity, Journal of the Royal Society Interface, Journal of Theoretical Biology, Oikos, Physica A, Proceedings of the Royal Society of London B (Biological Sciences), Theoretical Ecology

Erklärung zur Dissertation

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig verfasst, keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet und bisher noch keinen Promotionsversuch unternommen habe.

Darmstadt, den 18. Oktober 2010

(C. Guill)